Folia conchyliologica

N° 64, février 2022

***Cyrnotheba corsica* (Shuttleworth, 1843), Santa-Maria-Figaniella, Corse du sud, septembre 2011. © Alain Bertrand.**

Sommaire

Benoît Vincent - Éléments pour la description des communautés :animales application aux malacocénoses	1-39
Benoît Vincent - Synopsis pour un prodrome des malacocénoses de France et d'Europe	40-54

Boussenac, 2022 - ISSN 2107-7010

Ligne éditoriale

Folia Conchyliologica est une revue en ligne gratuite pour les auteurs et les lecteurs. Elle publie des articles originaux traitant de tous les aspects de la malacologie historique ou actuelle.

Sur le plan géographique, il n'est donné aucune limitation, les faunes des contrées les plus lointaines ayant ici autant leur place que les faunes de nos jardins.

Les articles peuvent concerner aussi bien des observations biologiques ou naturalistes, des inventaires faunistiques, des descriptions d'espèces, des travaux d'ethno-malacologie, d'archéo-malacologie ou de paléontologie ainsi que des recherches effectuées sur les collections anciennes ou sur les personnes qui les ont constituées.

Les descriptions de taxons nouveaux pour la science, ainsi que les nouvelles combinaisons doivent répondre aux exigences formulées par le Code International de Nomenclature zoologique. Si besoin nous consulter.

Les auteurs reçoivent une version PDF de leurs articles. Les N° publiés sont disponibles sur le site de la revue : Cernuelle

Folia Conchyliologica est archivé dans :

- Archive ouverte Hal
- Internet Archive

Des exemplaires papier sont également déposés à Lyon (Musée des Confluences et Société Linnéenne de Lyon) et à Mâcon (siège de Cernuelle) pour assurer une pérennité des documents publiés. Pour vos impressions papiers, nous pouvons vous fournir la version haute définition du fichier en PDF.

Soumission d'articles

Les manuscrits sont rédigés au format texte (Word, OpenOffice, etc.) dans la langue souhaitée par l'auteur. Ils sont accompagnés d'un résumé et de mots clés en français et en anglais, lorsque la longueur de l'article le justifie ; des résumés dans d'autres langues sont également acceptés.

Pour les utilisateurs du système Apple, l'exportation en fichier texte est souhaitable pour éviter les problèmes de compatibilité.

Ils sont envoyés par mail aux rédacteurs :

- Philippe Feray : philippe.feray@inrap.fr
- Alain Bertrand : abela11@wanadoo.fr

Avant acceptation, ils seront soumis au moins à deux relecteurs du comité de lecture et éventuellement à des référents extérieurs.

La mise en forme et la mise en page sont soit celles des numeros récents de la revue, soit absente. Néanmoins, il est souhaitable de partir d'un article de la revue comme modèle, notamment pour la mise en forme des citations bibliographiques et la présentation des figures.

Les illustrations sont fournies sous la forme de fichiers séparés en format jpeg ou TIF en 300 dpi et au format souhaité pour la publication. La taille maximale des planches est de 16 cm de largeur et 24 cm de hauteur.

Les tableaux sont soit créés avec Word soit avec un tableur comme Excel ?

Nous vous demandons d'utiliser la nomenclature latine et de ne pas faire référence aux noms vernaculaires sauf exception comme dans une perspective historique par exemple.

Directeur de la publication

Cédric AUDIBERT

Rédacteurs

Alain BERTRAND

Philippe FERAY

Comité de lecture

Bram BREURE, Henri Nicolas BÜSCHER, Henri CAP, Laurent CHARLES, Sylvain CLANZIG, Michaël DIERKENS, Sandrine HEUSSER, Arnaud LENOBLE, Jacques MOUTHON, Jean Michel PACAUD, Daniel PAVON, Christophe PERRIER, Cédric ROY, Antoine WAGNER, Francisco WELTER-SCHULTES.

Coordonnées – contact :

Alain Bertrand, Abéla, 09320 Boussenac 07 86 72 06 53 abela11@wanadoo.fr

Éléments pour la description des communautés animales : application aux malacocénoses

Benoît Vincent

Phytosociologue et malacologue, chargé de cours à l'École de la Nature et du Paysage de Blois.
Email : benoit.vincent@coris.ovh

Résumé – Le but de cet article est de présenter une synthèse des concepts et méthodes utiles à la reconnaissance et la détermination de zoocénoses, et en particulier des malacocénoses (ou communautés de mollusques). On propose de se servir de l'expérience et du savoir-faire du seul domaine où la cénologie perdure, la phytosociologie et en particulier la phytosociologie synusiale. Les conséquences principales sont les suivantes : il n'y a pas forcément de corrélation entre une zoocénose et une phytocénose ; il n'est pas évident que le synsystème zoocénotique soit structuré en quatre rangs principaux comme en phytosociologie ; on propose en outre ainsi de choisir un rang syntaxonomique en particulier (*l'alliance*), au moins dans un premier temps, et d'utiliser également un rang supérieur, assimilable à la *division*, afin de permettre une articulation avec le « grand milieu » ou « grand habitat » (appelé *bioèce*). Une note pour l'établissement du relevé cénologique est proposée en annexe. Un lexique liminaire présente les principaux termes utilisés ici. Ce travail préliminaire est inexorablement appelé à évoluer et à se modifier ; tel est en tout cas notre souhait : que le naturaliste ou le gestionnaire s'empare de ces outils et que la collectivité des malacologues parvienne à compléter et améliorer le tableau. Au-delà des implications épistémologiques élémentaires, les applications de ces outils dans le domaine de la connaissance de la biologie et de l'écologie des espèces, de la cartographie, de la gestion et de la conservation nous paraissent utiles.
Mots clés – Cénologie, mollusques, phytosociologie, zoocénose.

Abstract – The aim of this article is to summarise the concepts and methods useful for the recognition and determination of zoocenoses, and in particular malacocenoses (or mollusc communities). It is proposed to make use of the experience and know-how of the only field where cenology persists, phytosociology and in particular synusial phytosociology. The main consequences are as follows: there is not necessarily a correlation between a zoocenosis and a phytocenosis; it is not obvious that the zoocenotic synsysthesis is structured in four main ranks as in phytosociology; it is thus proposed to choose a particular syntaxonomic rank (the *alliance*), at least initially, and also to use a higher rank, similar to the *division*, in order to allow an articulation with the "great environment" or "great habitat" (called here *bioecis*). A note for the establishment of the cenological relevé is proposed in the appendix. This preliminary work is inexorably bound to evolve and be modified; in any case, this is our hope: that the naturalist or manager will take hold of these tools and that the community of malacologists will manage to complete and improve the table. Beyond the basic epistemological implications, we believe that the applications of these tools in the field of knowledge of the biology and ecology of species, cartography, management and conservation are useful.
Key words – Cenology, molluscs, phytosociology, zoocenosis.

Remerciements

Je n'aurais jamais pu réaliser ce travail sans la fréquentation assidue du forum de phytosociologie du site Tela-Botanica, enrichi par les interventions de Philippe Julve, Gilles Corriol, François Gillet, Emmanuel Catteau, Raphaël Zumbhiel, Emilien Henry, etc. Se sont ajoutées à cela les discussions, vives et passionnées, avec de nombreux experts en écologie, statistique, botanique et zoologie, histoire de l'écologie ; je songe en particulier à Emilia Poli Marchese, Pascal Acot, Bernard Defaut, Jean-Louis Amiet ; les discussions avec les malacologues Alain Bertrand, Jacques Mouthon, Henri Girardi, Cédric Audibert, ainsi qu'avec l'équipe du Laboratoire de Géographie physique du CNRS, en particulier Nicole Limondin-Lozouet, Salomé Granai et Quentin Wackenheim ; enfin durant l'élaboration d'une liste des mollusques de la Drôme avec l'aide précieuse de Luc Garraud. Je remercie aussi Michal Horsák et Veronika Horsáková. Je remercie enfin Silvia van Leeuwen, Franz Jirsa, Tanja Holler et Christa Frank. Je suis redevable à tous et que tous soient ici remerciés.

Lexique

assemblage – communauté biotique seulement spatio-temporelle.
biocénose – voir cénose*.
biocénotique – voir cénologie*.
biocène – ensemble des cénoses d'un même milieu* ou bioèce ; avec ce dernier, forme le biome*.
biochore – ici, synonyme de biome*.
bioèce – milieu*, plus justement cadre bio-physico-chimique où évoluent des cénoses*, dont l'ensemble est le biocène ; avec ce dernier, forme le biome*.
biome – ici, grand habitat, ou ensemble fonctionnel et structurel d'habitat au niveau global (de la planète) : en nombre limité (moins d'une vingtaine), il associe à la fois des habitats définis par des êtres vivants (taïga, matorral, récifs coralliens) ou non (océan, grottes). Le biome se constitue du bioèce* et du biocène*. Ici synonyme de biochore.
cénologie – science qui s'intéresse aux cénoses*, leur observation leur description, leur définition, leur classification, éventuellement leur gestion et conservation ; synonyme de biocénologie* ; ici, synonyme de synécologie*.
biotique -- généralement, ce qui est relatif au vivant, au phénomène du vivant (et non à leur discipline, auquel correspond "biologique", de la même manière qu'on distingue par exemple le psychique du psychologique) ; plus précisément, relatif au "biota", i.e. l'ensemble composé d'un ensemble d'êtres vivants d'un bioèce (= biocène)
cénose – groupe d'être vivants (une communauté*) entretenant des relations écologiques au sein d'un milieu* ; ces relations sont à la fois phylogénétiques (communauté cladienne), spatio-temporelles (communautés chronochoriologiques), et ressourcielles (bioéphysiologiques) ; une communauté cénotique, une cénose, est une cénose si ses individus partagent des gènes (quel que soit leur éloignement : de la famille au phylum), un espace-temps, un milieu. La cénose est plus ou moins autonome (elle entretient des relations avec ses semblables), reproductible (elle n'est pas un hapax ou un accident), identifiable (elle peut être nommée).
clade – communauté biotique seulement phylogénétique (quelle que soit la nature des liens, de la famille au phylum*).
communauté (biotique) – une communauté est un groupe d'espèces, quel que soit le lien qui les réunit ; il y a sept sortes de communautés possibles, selon le lien qui les forme : si c'est une relation phylogénétique on a alors affaire à un clade* ; une relation purement chronochoriologique, à un assemblage*) ; une relation simplement biophysiologique, à un type biologique*) ; une guilde est l'association d'un clade* et d'un type biologique* ; une population est l'association d'un clade* et d'un assemblage* ; un peuplement est l'association d'un assemblage* et d'un type biologique*. Toutes ces communautés sont des cénoses partielles. La cénose* est l'association des trois types de communautés.
grand habitat – voir biome*.
guilde – voir communauté*.
habitat – voir grand habitat*.
malacocénose – zoocénose* de mollusques = communauté* biotique de mollusques.
microhabitat – habitat des communautés* les plus réduites en taille et volume ; un catalogue de leurs structures élémentaires manque, tant il existe de microhabitats les plus divers : intérieur d'une touffe de mousse ; revers d'une écorce ; feuille plane de graminoïde ; anfractuosités des restes de balanes ; intestin grêle ; mais aussi dessous de tuile ; face nord d'un relief ; laisse de mer, etc.
milieu – peut-être synonyme de grand habitat ; également terme générique pour désigner, quelle que soit sa taille, l'environnement propre d'une espèce, ou le bioèce* d'un biocène*. Terme pratique, et théoriquement bien développé dès les origines de l'écologie (Uexküll, jusqu'à Berque), malheureusement difficilement traduisible (l'allemand *Umwelt* donne souvent *self-centered world* en anglais !).
peuplement – voir communauté*.
phylum – ici, ensemble de clades*.
phytocénose – communauté biotique de végétaux.
phytosociologie – science qui s'intéresse aux cénoses végétales, leur observation leur description, leur définition, leur classification, éventuellement leur gestion et conservation.
population – voir communauté* ; serait mieux appelée phytocénologie mais, étant le domaine de la cénologie le plus développé et fonctionnel, l'habitude est restée de dire phytosociologie.
taxon – ici, nom que l'un donne à un clade*, qu'il s'agisse d'une espèce ou autre (sous-espèce ou phylum* supérieur).
synécologie – voir cénologie*.
synespèce – espèce composant la cénose*.
synsystème – comme les taxons* s'organisent en un système taxonomique complexe et important (la classification de l'arbre de la vie), de même les syntaxons* sont organisés en un ensemble intégré et complexe, appelé le synsystème.
syntaxon – comme les clades* possèdent des noms, les taxons*, les cénoses* possèdent également des noms, les syntaxons.
synusie – terme complexe, recouvrant traditionnellement trois sens divers (ou trois degrés, selon Gams) : famille ; communauté écologique restreinte, par exemple liée à un microhabitat ; ensemble écologique au sein d'une cénose*. Par exemple, au sein d'une même forêt (un grand habitat* ou biome*), on distinguera divers peuplements, populations et guildes, végétales ou animales ; on distinguera aussi par exemple chez les végétaux, les strates : la strate arborée, la strate arbustive, la strate herbacée, la strate muscinale, etc. Tous ces « sous-compartiements » peuvent former des synusies d'une même phytocénose*.
type biologique – communauté biotique* seulement biophysiologique (ex. chaméphytes ; organismes carnivores ; necton).
zoocénose – communauté biotique* d'animaux.

1. Introduction. Aux origines d'un prodrome

Ce travail s'est concrétisé à la faveur de la coïncidence d'une double fascination : la fascination, au temps de l'enfance, pour les « invertébrés » dont les mollusques ; la découverte de la phytosociologie, plus tard, eut sur moi un certain impact. L'une devait bientôt déteindre sur l'autre et, lorsque je développai ma pratique professionnelle de naturaliste, il ne fallut pas attendre longtemps pour qu'elles se retrouvent.

Avec un œil de phytosociologue, je voyais les animaux, et donc, plus particulièrement, les communautés animales, indépendamment de la taxinomie, mais en lien aux grands types d'habitats, et récurrents sur de vastes échelles de territoire ; peu à peu s'est développé le projet de la description et de l'ordonnancement de ces syntaxons, au sein d'un synsystème logique et intégratif, comme c'est le cas en phytosociologie.

Je dus bien vite reconnaître que si c'était possible, cela présentait de nombreuses difficultés. Je commençai non seulement à multiplier les relevés, mais encore à me pencher, pour les besoins conceptuels et méthodologiques, dans la littérature scientifique de la cénose (au-delà des classiques de la phytosociologie que je connaissais déjà pour partie). Je découvris alors un monde d'une exubérante richesse conceptuelle, mais dont la vitalité s'est peu à peu effilochée avec le développement d'autres centres d'intérêt en écologie. Le projet, bien évidemment, avait été déjà imaginé, et, de fil en aiguille, je parvins à réunir une bibliographie importante, en phytosociologie et en zoosociologie, concernant aussi bien les mollusques que les insectes, les oiseaux, etc., les biocénoses en général. Durant les années 50 et 60, la cénologie (ou synécologie) fait florès : cette branche de l'écologie, dont la phytosociologie était d'ailleurs l'inspiration et le secteur en pointe, est une construction qui offre alors un éclairage singulier sur la nature, alors que, outre-atlantique, le concept d'écosystème n'a pas encore envahi tout le champ de la jeune science.

Dans les discussions avec Philippe Julve, nous avions déjà acté de l'évidence de l'existence de syntaxons en zoologie (lui-même avait fait plusieurs propositions pour plusieurs groupes d'animaux : 1998) ; lorsque je lus le titre de l'article de Pierre Quézel et Paul Verdier, paru en 1953, « Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables aux groupements animaux ? » (QUEZEL & VERDIER 1953), je me décidai à développer ma propre recherche sur la syntaxonomie malacologique.

Je devais mener de front plusieurs chantiers : la lecture de la littérature, l'étude des théories cénologiques (et par conséquent, celle de leur histoire, c'est-à-dire, peu ou prou, l'histoire de l'écologie) et la description des malacocénoses. Ceci produisit une suite de textes (VINCENT & CATTEAU 2021, VINCENT 2021b) dont celui-ci est le troisième : je propose ici une synthèse des éléments cénologiques à notre disposition (la bibliographie offre un très grand nombre de tableaux de relevés exploitables) et tâche de tracer les linéaments de ce qui pourrait devenir un synsystème des malacocénoses à l'échelle européenne.

Ceci est une première étape : les résultats proposés ne peuvent bien évidemment être tenus comme définitifs, de nombreuses données demandant encore à être consolidées, et d'autres, au demeurant bien plus nombreuses encore, à être récoltées. Je souhaite évidemment que les chercheurs s'emparent de ces résultats, les critiquent, les discutent, mais je serais encore plus fier si cette proposition pouvait permettre de relever la biocénologie, dont on voit bien qu'elle n'est plus « à la mode ». Je gage que l'intelligence collective (comme seront collectives les contributions au synopsis) trouvera là une occasion de découverte, de curiosité et de connaissance. Si ces deux conditions étaient maintenues : n'être ni figée *hic et nunc*, ni l'œuvre d'un seul auteur, alors je pourrais considérer que la peine n'a pas été inutile.

2. Biocénotique et zoologie

Si les apports de la phytosociologie, science née au début du XX^{e} siècle, ont commencé à infiltrer le "champ animal" seulement à partir des années 1950 (date théorique bien sûr), les questionnements à propos des communautés animales, et des liens qu'elles entretiennent avec les communautés végétales ou les écosystèmes, sont bien évidemment bien plus anciens. Il n'est pas ici question de retracer dans le détail cette longue histoire, au croisement de la biologie, de la géographie, de l'écologie, de la statistique, de l'archéologie : une synthèse tout à fait valide jusqu'aux années 1950 se trouve dans la somme de WHITTAKER (1962 : 62-69) sur les communautés biologiques.

Les écologistes qui travaillent sur les animaux ont appliqué des unités de classification aussi variées que le biome, la zone biologique/de végétation [*life-zone*], la province biotique, l'association et les unités supérieures de Braun-Blanquet, la sociation, le type de site, le type de dominance, le type d'habitat, l'union ou la synusie, et la biocénose au sens de Schmid ; différents auteurs ont constaté que les communautés

animales correspondaient, plus ou moins librement, à toutes les grandes unités de végétation. MILLER (1951) a analysé les distributions d'oiseaux par rapport à trois grandes approches américaines – biomes, zones de vie et provinces biotiques – et a considéré qu'aucun de ces systèmes n'était complètement satisfaisant, mais que chacun exprimait certaines vérités ou généralisations sur les relations de distribution. Il ne faut pas s'attendre à ce que les schémas complexes de répartition des espèces se conforment à un système unique (MILLER 1951; WHITTAKER 1952; TISCHLER 1950) ; et les communautés animales font l'objet d'une interprétation plutôt souple et d'une classification variée selon les perspectives et les intérêts du classificateur.

La biocénotique (ou synécologie, comme on l'appelle aussi) est même un sujet en pleine effervescence, dans ces mêmes années, lorsque Quézél & Verdier publient leur texte Plusieurs praticiens proposent ou ont proposé des synthèses théoriques tout à fait opératoires : FRANZ (1937, 1950), MÖRZER BRUYNS (1947), GISIN (1947, 1951), TISCHLER (1950, 1976), GRASSE (1951), KÜHNELT (1951), SACCHI ET GIACOMINI (1952), RIOUX (1958), OU RABELER (1960). En 1950 s'est tenu un colloque historique (ACOT, 1994) à Paris, organisé par le CNRS (publié dans plusieurs livraisons de *L'Année Biologique* : AAVV, 1951), qui rassemble plusieurs des zoologues cités, aux côtés de botanistes phytosociologues.

Les Allemands avaient déjà repéré des cénoses, sans les définir formellement, dans les années 40-50 : RABELER (1950, 1951, 1952, 1953, 1955, sur les oiseaux ou les zoocénoses), KÜHNELT (1950, 1951a, 1951b, 1953, sur les mollusques), STRENZKE (1950, 1951, 1952 sur les insectes) réalisent plusieurs études en ce sens. SACCHI (voir les textes des années 50) à son tour publie plusieurs études sur les mollusques, QUEZEL ET VERDIER, en 1953, et AMIET à leur suite (1963, 1967, 1968), ou SCHWENKE (1953) sont les premiers à défricher un prodrome zoocénotique, et proposent de véritables syntaxons (chez les insectes). Ils sont suivis par quelques écologues européens germanophones en particulier (HÄßLEIN 1960, 1966, JUNGBLUTH 1975) mais on voit aussi des travaux surgir en Roumanie (GROSSU 1972, 1973, 1974), en Espagne (ALONSO 1977).

À la croisée de la biogéographie et biocénotique, on se doit également de souligner le développement dans les années 60 à 80 des études, désormais historiques, dédiées aux assemblages, par exemple les biocénoses littorales associant algues et animaux, étudiés par MOLINIER (1960a 1960b) ou BOUDOURESQUE (1970), permettant la mise en place d'une véritable école (Endoume) avec la *bionomie* de PERES & PICARD (1964) qui servira ensuite de base aux différents référentiels des habitats marin ; les communautés du sol sont également toujours étudiées, par exemple les assemblages de collemboles, de vers de terre, ou l'intérêt toujours croissant pour les mycorhizes (cf. HENRY *et al.* 2014). Enfin les fameuses typologies des cours d'eau, instituées par HUET (1949), complétés par ILLIES & BOTOSANEANU (1963), puis VERNEAUX (1973, 1980), qui représentent un cran au-delà de simples préoccupations cénotiques, puisqu'ils se penchent plutôt sur la notion de population ou de peuplement (en l'occurrence celles des poissons et des insectes aquatiques, plécoptères, éphéméroptères et trichoptères, et notamment leurs larves[1]).

Plusieurs synthèses paraissent ainsi dans les années 60 et 70. En 1962 Whittaker, on l'a dit, réalise une imposante synthèse de la question sur les communautés biologiques avec une énorme bibliographie. Les actes d'un autre colloque historique, qui s'est tenu en 1960, sont publiés en 1966 sous la direction de TÜXEN (1966) : *Biosoziologie*. En 1971 paraît chez Delachaux et Niestlé un manuel, unique en son genre, *Écologie et biocénotique* (MOLINIER & VIGNES 1971).

Dans les années 80 et 90, peu à peu, pourtant, le filon s'amenuise ; quelques auteurs allemands poursuivent le travail de leurs prédécesseurs, comme FRANK (passim, mollusques) ou WILMANNS (1987, insectes), ou encore MOUTHON (1981, 1989, 1999) ou FOECKLER (1990, FOECKLER *et al.* 1991) sur les malacocénoses des cours d'eau, mais ils sont de plus en plus isolés. L'un des plus notables, et également l'un des derniers, est le botaniste PASSARGE (lombrics en 1981, micromammifères en 1982, oiseaux en 1984, 1986).

Les titres des articles, des ouvrages ou des colloques voient peu à peu disparaître les mots de « synusies, associations, cénoses », au profit d' « assemblage, communautés, populations », plus neutres (LOCKWOOD 2010), et bientôt, hélas, « biodiversité ». On parle beaucoup d'assemblage, certes, mais tout l'appareil cénologique a été comme happé par les études statistiques.

Un renouveau notable consiste en la courageuse proposition de l'entomologue Defaut, sur les orthoptères du paléarctique (DEFAUT 1987, 2009a b c d e, 2010a b ; DEFAUT & MORICHON 2010 2015 ; DEFAUT & STALLAGER

1 Voilà un beau sujet de phénocénose ou de cénose temporelle.

2017), bientôt rejoint par BETARD (2013, 2016, 2018) ; d'autres *phyla* d'héxapodes sont explorés à leur suite, les cigales avec Stéphane Puissant et le même Défaut (2006), puis les rhopalocères avec Cédric Jacquier (2009).

De son côté, Philippe Julve décrits plusieurs zoosyntaxons, dans le cadre de son programme de recherche personnel Catminat ; à côté des bases connues de tous les phytosociologues *Baseflor* et *Baseveg*, il propose différentes bases zoocénologiques où il détaille plusieurs premiers synopsis, à savoir les papillons de jours, les odonates, les cirripèdes et mollusques marins (benthos marin), les mollusques terrestres et dulçaquicoles, les poissons, les amphibiens et reptiles, les oiseaux (JULVE 2010), les mammifères terrestres européens, les grands carnivores africains.

Force est de constater que toutes ces entreprises sont restées toutefois confidentielles, ou cantonnées à certains milieux, certains types d'espèces (pédofaune), certaines applications spécifiques (zonations des rivières, des littoraux), et n'ont pas réussi à devenir ce qu'elles pensaient être aux fondements de la jeune science écologique : le cœur même de l'écologie. La biocénologie ne parle plus aux jeunes générations, le mot a quasiment disparu, et à la description et à la classification des communautés vivantes se sont substituées l'évaluation et la statistique des facteurs et des gradients ; on pourrait résumer en une formule : les préoccupations synécologiques se sont effacées au profit de préoccupations autoécologiques (VINCENT 2021b).

3. Éléments conceptuels

Comment alors entrer dans le monde cénologique des mollusques ? Avant de s'attaquer aux communautés elles-mêmes, il convient de préciser quelques concepts opératoires.

3.1 Les groupes écologiques

Les malacologues, comme d'ailleurs les autres zoologues, en bons naturalistes (c'est-à-dire en bons écologues), ont toutefois évidemment remarqué qu'on trouvait certaines espèces plus particulièrement dans certains milieux définis, c'est une tarte à la crème même de le dire, puisque c'est le fondement même de la science écologique (SCHWENKE 1953). Certains d'entre eux, toutefois, se sont risqués à proposer un système, c'est-à-dire une organisation de groupes d'espèces, qui ressemble à n'en pas douter aux premiers éléments malacocénotiques.

Il s'agit explicitement de « groupes écologiques ». Défini formellement par DUVIGNEAUD (1946) en phytosociologie (et repris tel quel par des zoocénologues comme MOUTHON 1981), le groupe écologique est « un ensemble d'espèces marquées par une tendance à se rassembler dans un biotope donné ».

BARTOLI (1966 : 461sq), dans les années 60, poursuit cette analyse de Duvigneaud et demande clairement si la fidélité, concept phare de la phytosociologie braun-blanquetienne (BRAUN & FURRER 1913, BRAUN-BLANQUET 1932) doit être le seul facteur à prendre en compte pour l'établissement ou la reconnaissance d'une cénose. Si le phytosociologue Bruno de Foucault a raison d'indiquer le manque de précision du terme de « groupe écologique » (DE FOUCAULT 1986 : 71), il rattache le concept à celui d'association, souhaitant ramener Duvigneaud dans le giron de la phytosociologie orthodoxe (voir aussi DE FOUCAULT 2020). Ce dernier propose en effet des groupements qui s'en écartent, comme le note POORE (1956), pour tâcher de rejoindre non seulement les concepts de la phytosociologie nordiste (Gams, Du Rietz), mais surtout le concept d'écosystème cher aux écoles « atlantiques » (Odum). On a montré par ailleurs cette tension entre écoles européenne et américaine ; le résultat est bien entendu de sous-entendre un continuum (et donc en un mot la difficulté pour ne pas dire l'impossibilité de définir des frontières entre les communautés), tâche que reprendra à son compte, plus tard, le forestier Bartoli.

Il semble que Duvigneaud et Bartoli rechignent à souscrire aux présupposés de la phytosociologie ; ils s'en tiennent aux groupes écologiques, qu'on pourrait effectivement définir comme un ensemble d'espèces affine au regard des dispositions du milieu, c'est-à-dire en vérité un ensemble autoécologique ; ces dispositions sont « souvent liées à un type de facteur abiotique (gradients trophique, thermique, hydrique, etc.) ; ce n'est pas un intégrateur de la cénose mais un indicateur des éléments abiotiques 'exigés' par la cénose » (Bouffard, *comm. pers.*). Duvigneaud, d'ailleurs, soucieux de définir objectivement l'association (il utilise ce mot, mais il sous-entend le groupe écologique), expose dans un tableau où il désigne clairement ces éléments autoécologiques, intégrant les données édaphique, hygrologique, dynamique (successions), géographique et anthropogène.

J'ai tâché de démontrer par ailleurs (VINCENT 2021b) que cette définition est celle de la guilde, et ce n'est pas sur cette voie que je poursuivrai les recherches. Le concept de groupe écologique, tout comme d'autres concepts proches, le groupe socio-écologique ou groupe sociologique statistique, se heurtent, avec quelques variantes conceptuelles, aux mêmes difficultés (BEGUINOT 2013). Le groupe écologique est un ensemble d'espèces effectivement régulièrement présentes en un lieu donné, mais elle ne saurait être confondue avec la cénose, qualifiée essentiellement par la *fidélité* des espèces à un groupe[2]. « On pourrait peut-être faire un parallèle avec un terme comme 'membre', en anatomie, qui permet de regrouper bras, jambes, pattes, nageoires, ailes, même si aucun animal n'a tout cela à la fois et même si du point de vue de l'organisation de l'individu, ils ne sont pas connectés » (Catteau, *comm. pers.*). Le recours au groupe écologique m'apparaît comme un choix idéologique : par ceux qui ne veulent pas voir émerger des cénoses et se méfient des syntaxons.

À moins que la question du groupe écologique ne ressortisse de l'interaction milieu/phytocénoses (BARTOLI 1966 : 469-460), ce qui, dans le cas des animaux, paraît une évidence : les animaux évoluent dans une cénose végétale qui est en même temps un habitat ; même s'il n'y a pas beaucoup d'habitats qui ne soient structurés par les plantes (mais il y en a : les cieux et les abysses, et même certains d'origine animale, comme l'habitat intestinal des bactéries, les récifs coralliens, et, d'un certain point de vue, les roches sédimentaires calcaires et leurs interstices), ces questions trahissent surtout une polarisation sur le végétal, qui nécessite probablement un rééquilibrage. L'examen de ces définitions dans l'histoire de la malacologie nous permettra peut-être d'y voir plus clair.

3.1.1 Jean Favre (1927)

Dès 1927, Favre décrit la malacofaune du bassin de Genève en suivant un prodrome original, construit autour du concept d' « association malacologique ». Comme il le souligne en introduction, celle-ci avait d'ailleurs déjà été évoquée par HILBERT (1908, 1909) ou GEYER (1920), mais pour des études très locales, et Favre cherche la globalité. S'il est convaincu que des liens entre groupements malacologiques et groupements végétaux existent, il estime également « qu'un jour les associations malacologiques [pourront] être considérées indépendamment de celles des végétaux et qu'elles aient une nomenclature propre. »

Les groupements décrits par Favre sont au nombre de trois, selon que les espèces sont « terrestres » ou « aquatiques[3] ». Il indique les espèces les plus fréquentes (« constantes ») et les moins fréquentes. Il note également les espèces qu'il n'a trouvées que dans ladite subdivision et pas ailleurs, ce qui est évidemment une information capitale. En réalité, le document représente non seulement une première tentative de biocénologie (de classification écologique des espèces), mais encore un témoignage précieux de la biodiversité du bassin de Genève il y a un siècle.

3.1.2 Louis Germain (1930)

Germain avait déjà proposé le concept d' « association faunistique » ; son intuition est donc antérieure au texte de Favre ; mais il ne formalisera son idée, de manière très moderne, que plus tard, dans sa contribution à la *Faune de France* (1930-1931) :

> Les Mollusques fréquentent des stations variées et leurs mœurs sont très différentes suivant les genres considérés. On trouvera, à la suite de la description de chaque espèce, un aperçu de son écologie et cette diversité de mode de vie permet de grouper les espèces de la Faune française en une série de faunules en étroite relation avec le milieu, la nature du sol, le degré d'humidité, la densité de la végétation, le climat. Ces groupements auxquels j'ai donné le nom d'associations faunistiques [GERMAIN 1923 : 302] et que J. Favre [*op. cit.* 315sq] appelle associations malacologiques se retrouvent partout où les conditions de milieu et de climat sont identiques. Il existe un parallélisme, ou mieux, une concordance manifeste entre les associations végétales et les associations malacologiques, bien que celles-ci soient beaucoup moins faciles à préciser que celles-là. Aussi n'y a-t-il guère avantage, dans l'état actuel de nos connaissances, à multiplier les subdivisions. Je me contenterai de distinguer trois grandes associations pouvant présenter chacune des modalités plus ou moins nettes. (GERMAIN 1930 : 37).

2 Est-ce un hasard ? Les zoocénologues tiennent plus compte de la dominance que de la fidélité dans leur examen des cénoses.
3 Pour Favre comme pour les autres auteurs, voir le **tableau 1**.

FAVRE 1927	GERMAIN 1930	BOYCOTT 1933	LOŽEK 1964	PUISSÉGUR 1976	LISICKI 1991	JUŘIČKOVÁ *ET AL.* 2014	VINCENT 2021	Esp. repr.
							A. Maricène	
							B1. Supralitt.	MelNer
							B. Littoricène	B2 Thimnicène	ThePis
							C1. Stagydocène	Hydrobiidae
							C2. Crénicène	Bythinella spp.
Aquatiques eaux courantes	Aquatiques eaux courantes	Cours d'eau	ces auteurs ne travaillent que sur les milieux/biocénoses continentales	ces auteurs ne travaillent pas sur les eaux souterraines	10.4 Fontic.	C. Acquicène	C3. Rithricène	PisAmn PhyFon
Aquatiques eaux tranquilles	Aquatiques eaux tranquilles ou stagnantes	Canaux			10.1 Rivicolae		C4. Limnicène	AniVor PlaCor StaPal
	grands lacs	Lacs			10.2 Stagnicolae ?			
	- voisinages des zones humides - bord des ruisseaux - prairies très fraîches	Hygrophiles	D. Hygro-Hydrophiles	10. aquatique	10.3 Paludicolae ?	D. Paludicène	D1. Lacunicène	GalTru AplHyp
	- garrigues et maquis - prairies steppiques - rochers exposés	Xérophiles					D2. Lamicène	CarMin VerAnt VerMou SucPut
Terrestres - garrides - prairies steppiques - prairies fraîches - prairies marécageuses et marais - bords des petits cours d'eau - forêt							D3. Lustricène	CarTri VerAng
		Hygrophiles rupestres	B. 'Herbes'	9. marais	9. Ripicolae	D Marsh & aquatic	humid wetland habitats			
		Xérophiles rupestres/ grimpeuses		8. hab. humides	8. Hygricolae	C oodland/open country	predom. damp habitats			
		semblables ?	4. steppes/ xérothermoph.	10. Aquatiques	10. Aquatiques pp	B open country	xeric open habitats	E.Pétricène	E2. Vrachicène	ChoAve Pyramidula spp.
		occasionnels	5. indifférentes	9. Palustres	4. Steppicolae pp	C woodland/ open country	indifferents			BalPer
		Anthropoph. Oikogetons « également » jardins	B. 'Herbes'	10. Aquatiques	4. Pierres pp	4. Steppicolae pp	petri-		E3. Terricène	Testacella spp.
		Anthropophobes murs		A2 marécages périodiques		6. Xérophile pp				
		Esp. non forestières mais possiblement forestières	ces auteurs ne se penchent pas sur les espèces endogées	A4. eaux courantes	8. Hygricolae	5. Patenticolae	petri-	F. Herbicène	F1. Steppicène	PupTri ChonTri HelStr VerPyg ValPul
				A5. sources			sylvi-			
				A3. eaux calmes	4. Pierres pp	4. Steppicolae pp				
				A1 eaux stagnantes	6. Xérophile pp	6. Xérophile pp			F2. Campicène	CocLue MonCar
					5. Patenticolae	5. Patenticolae	sylvisteppi--			
					2. Bois et fourrés	2. Agrisylvicolae	thamno-	G.Lucquicène	G2. Maculicène	AegMin CepNem
						A woodland	hygro-			
					7. Mésophile	7.Agricolae	petri-		G3. Agricène	NesHam EucFul TroHis
						C woodland/ open country	sylvi-			
					1 Forestière	1.Sylvicolae	petri-		G1. Dumeticène	EuoStr
					3. Forêts humides	3. Sylvicolae inondés	hygro-			
						A woodland	hydro-			
				7' limaces				H. Silvicène		AegPur CocLam HelObv Isoiso MacVen ClaPum UrtUmb

Tableau 1. Essai de correspondance entre les différents systèmes de groupes biologiques chez les différents auteurs (légèrement modifiés) ; la colonne en jaune détaille les différents *biocènes* tels que définis ici aux paragraphes 3.3sq., et détaillés dans VINCENT 2021a. Abréviations : dans la colonne dédiée à Boycott "calc." = calcaire ; "Anthropoph" = anthropophiles ; "Esp." = espèces ; "xerothermoph." = xerothermophiles ; colonne Lisicki, les termes finissant en "-*colae*" sont de l'auteur, nous les avons laissés ; les préfixes comme "petri-" sont une simplification des sous-groupes de l'auteur ; colonne Juřičková : « H. » et « h » = habitat ; colonne Vincent, "B1. Supralitt = "B1. Supralittoricène" ; ; colonne Esp. rep." = espèce représentative commune" ; abréviations des espèces :

MelNer = *Melharaphe neritoides* ; ThePis = *Theba pisana* ; PisAmn = *Pisidium amnicum* ; PhyFon = *Physa fontinalis* ; AniVor = *Anisus vortex* ; PlaCor = *Planorbarius corneus* ; StaPal = *Stagnicola palustris ;* GalTru = *Galba truncatula* ; AplHyp = *Aplexa hypnorum* ; CarMin = *Carychium minimum* ; VerAnt = "Vertigo antivertigo" ; VerMou = Vertigo moulinsiana ; SucPut = *Succinea putris* ; CarTri = *Carychium tridentatum* ; VerAng = *Vertigo angustior* ; ChoAve = *Chondrina avenacea ;* BalPer = *Balea perversa ;* PupTri = *Pupilla triplicata ;* ChoTri = *Chondrula tridens ;* HelStr = *Helicopsis striata ;* VerPyg = *Vertigo pygmaea* ; ValPul = *Vallonia pulchella ;* CocLue = *Cochlicopa lubricella* ; MonCar = *Monacha cartusiana* ; EuoStr = *Euomphalia strigella* ; AegMin = *Aegopinella minor* ; CepNem = *Cepaea nemoralis* ; NesHam = *Nesovitrea hammonis* ; EucFul = *Euconulus fulvus* ; TroHis = *Trochulus hispidus* ; AegPur = *Aegopinella pura* ; CocLam = *Cochlodina laminata* ; HelObv = *Helicodonta obvoluta* ; IsoIso = *Isognomostoma isognomostomos* ; MacVen = *Macrogastra ventricosa* ; ClaPum = *Clausilia pumila* ; UrtUmb = *Urticicola umbrosus*

S'il ne cite que trois groupements (« hygrophiles, xérophiles, sylvatiques »), dans le texte Germain précise qu'on pourrait également trouver des groupements inféodés aux formations « buissonnantes » (40), tandis que d'autres espèces vivent « presque uniquement » (41) dans les jardins, les vergers et les terrains cultivés, d'autres sous l'écorce ou dans les fentes des arbres, d'autres dans les mousses et lichens.
On notera que Germain ajoute une réponse écologique à différents facteurs tels que l'humidité ou la nature du sol, la végétation et surtout le climat.

3.1.3 Arthur Boycott (1934, 1936) et l'école britannique

Quelques années plus tard, Boycott propose également, pour quelques espèces, des rassemblements dans des groupes. Or celui-ci reste très circonspect sur la valeur écologique de ces assemblages
Comme les limaces et les escargots ne forment pas d'associations ou de sociétés de type biologique entre eux ou avec d'autres animaux ou plantes, l'étude des lieux où ils vivent se résume à une tentative de définir les conditions environnementales qui sont spécifiquement favorables, défavorables et tolérables. (BOYCOTT 1934:12).
Comme on voit ici, Boycott, en bon britannique, refuse d'aller vers la cénologie, et souligne lui aussi l'importance du milieu.
Il échafaude ainsi une classification « par milieux », d'abord terrestres (en 1934), puis aquatiques (en 1936). Les groupes terrestres sont au nombre de sept, dont la définition paraît parfois un peu lâche (« espèces généralement non forestières mais qu'on peut trouver en forêt ») ; les groupes aquatiques sont au nombre de trois : cours d'eau, canaux et lacs (les espèces marines, mais aussi littorales amphibies, sont exclues) (BOYCOTT, 1934, 1936).
C'est essentiellement sur la base des travaux de Boycott que, bien plus tard, les paléomalacologues SPARKS (1961) et EVANS (1972) regroupent les espèces des dépôts préhistoriques. Je me limiterai à souligner que Sparks crée une catégorie entière dédiée à *Vallonia spp*. étant donné le grand nombre de ses occurrences ; en outre, dans les milieux humides, *Vallonia pulchella* se substitue à *Vallonia excentrica* de Boycott. Chez Evans, on note la séparation des Zonitidae (en quelque sorte un groupe principalement « carnivore ») ainsi qu'un groupe constitué de la seule *Pomatias elegans* (serait-ce à dire un groupe constitué par des Prosobranches ?). Evans est plus précis, mais il semble également rejeter la relation directe avec un type d'écosystème : il substitue par exemple milieux ouverts aux pelouses/prairies (*grasslands*) ; comme historien, il ajoute également une donnée temporelle et écologique Plus tard DAVIES (2008, en particulier Chapitre 4 et Annexe 1) synthétisera ces données dans un volume sans proposer de notables changements.

3.1.4 Vojen Ložek (1964) et Jean-Jacques Puisségur (1976)

Toujours dans le domaine quaternaire, le LOZEK (1964, précisé dans LOZEK 1986), proposera à son tour une classification ; celle-ci est la plus détaillée jusqu'ici, détaillant dix sous-groupes différents, rassemblés eux-mêmes en quatre grands ensembles – dont un « indifférents » (ce qui revient à dire « ubiquistes »).
Très utilisée dans le cadre paléogéographique et archéologique, cette classification sera très en vogue dans les pays de l'Est, et elle sera également adaptée et complétée par le paléontologue Puisségur pour le domaine français (occidental ?) (PUISSEGUR 1976, ROUSSEAU & PUISSEGUR 1999). Adaptant le tableau de Ložek, il comporte également dix catégories, additionnées d'une catégorie dédiée aux limacidés.
Je reparlerai de Puisségur plus loin puisqu'il est celui qui est allé le plus loin dans la structuration des cénoses, ayant proposé dans sa thèse une partie conceptuelle et méthodologique sur la faune contemporaine (de Bourgogne).

3.1.5 Mikulas J. Lisicky (1991)

LISIKY (1991), enfin, reprend classification de Ložek et la met lui aussi à jour, mais en s'intéressant aux espèces actuelles.

Sa classification est à la fois plus pratique (puisque adaptée au présent) mais plus complexe (parfois peut-être un peu trop détaillée). À côté de groupements fondés sur les migrations historiques (post-glaciaires) et sur les chorologies des espèces (par ailleurs très riches d'enseignements), il met au jour neuf groupes terrestres, avec beaucoup de sous-groupes transitoires entre d'autres groupes (d'où la complexité). C'est à ce jour la liste la plus complète d'espèces inféodées à un milieu.

3.1.6 Et aujourd'hui ?

Dans le domaine de l'archéologie et de l'étude des paléoenvironnements, les classifications de Ložek ou Puisségur sont toujours en vigueur, généralement adaptées (souvent réduites à quatre grands groupes) par leurs successeurs (notamment Alexandrowicz, Limondin-Lozouet, Granai).
Par ailleurs, les guides de divulgation donnent des indications écologiques générales (KERNEY *et al.* 1999, AUDIBERT & BERTRAND 2015). Il n'y aura de faune systémique européenne qu'en 2012 quand WELTER-SCHULTES publie sa somme (2012) : chaque fiche d'espèce présente une brève écologie, mais on n'y trouve pas de synthèse sur les habitats.
En 2014 l'école tchèque publie une grande synthèse (pour l'Europe centrale), sous la forme d'un article paléomalacologique (JURICKOVA *et al.* 2014a) et d'un poster (JURICKOVA *et al.* 2014b) ; les deux textes s'appuient sur la synthèse de Ložek, et sont légèrement différents : les sous-groupes détaillés dans le poster (au nombre de dix) sont regroupés, selon, en quatre ou cinq grands ensembles. On peut rationnellement considérer ces travaux comme la synthèse la plus valide des connaissances actuelles pour une bonne partie de l'Europe continentale.

On note que, dans plusieurs cas, en des lieux et des époques différentes, on trouve une classification simplifiée, constituée de quatre classes seulement, « deux variables environnementales auxquelles les mollusques sont particulièrement sensibles, à savoir le degré d'humidité du milieu et la densité de la couverture végétale… » (GRANAI 2016). Même chose chez JURICKOVA *et al.* (2014a et 2014b ; si l'on considère le poster ou, dans l'article, si on met de côté les ubiquismes, peu significatifs) et, en quelque sorte, chez les auteurs britanniques.

Il est frappant que cette quadrichotomie épouse ce que pensait, au fond, Häßlein, lorsqu'il disait qu'il n'existait que quatre grands habitats pour les mollusques continentaux : l'eau et la roche, les milieux ouverts et les milieux fermés (HÄSSLEIN 1966). Si l'on ajoute à ce schéma fondamental l'altitude, l'on tient à peu près toutes les combinaisons possibles des préférences des malacocénoses.

3.2 Type biologique et synusie

Nous avons donc des groupes écologiques, qui sont des communautés d'espèces affines du point de vue des conditions écologiques (facteurs) extérieures ; en quelque sorte, nous nous trouvons là dans une définition écosystémique, à la charnière avec le niveau supérieur, celui de la biogéographie. Nous pouvons nous intéresser à présent aux grandes catégories internes aux mollusques, c'est-à-dire celles qui structurent les cénoses en tant que telles.

Ce sont à la fois des typologies biologiques (qui concernent la phylogénie ou la physiologie), mais surtout des typologies écologiques. La difficulté étant que l'une et l'autre s'imbriquent avec pour objectif ici de définir des synespèces (un ensemble d'espèces), les cénoses, cohérentes et différenciées (finies mais reproductibles).

Pour ce faire, je recours au concept de synusie. Ce concept possède une longue histoire qu'il n'est pas question de détailler ici, depuis sa définition chez GAMS (1918), sa fortune dans les écoles d'Upsal avec LIPPMAA (1939) et russe avec SUKACHEV (par ex. 1964), puis son retour dans la phytosociologie actuelle chez Gillet, Julve et de Foucault (jusqu'à ces derniers, voir BARKMAN 1978 ; ensuite GILLET *et al.* 1991, GILLET 2000, BERG et al. 2020).

Le concept est plutôt ambigu et prête à de nombreuses interprétations possibles – groupe sociologique, groupe écologique, type biologique, strate, microhabitat, mérocénose, etc. – mais on peut retenir la définition suivante : « synonyme de micro-association au sens de DICE (1952). Ce sont plutôt des fragments de biocénose » (DAJOZ 1970 ; voir MATTHEY 1971 : 64).

Si la cénose est un groupe d'espèces d'un même clade partageant des affinités écologiques telles qu'on les retrouve régulièrement ensemble, la synusie est entendue comme la partie d'une biocénose qui rassemble des espèces différentes d'un même type biologique (GAMS 1918 proposait trois degrés différents pour la synusie ; notre définition, qui est celle de la cénologie, correspondrait au deuxième de ces degrés).

Dans les années 1980 Bernard Defaut a émis l'hypothèse de l'existence de synusies chez les orthoptères, mais chez Defaut, le terme de synusie « équivaut » à celui d'association pour les phytosociologues (DEFAUT 1987 : 185-186) ; l'auteur précise qu'association ne convient pas parce que les espèces orthoptériques ne sont pas « associées » et à elles on pourrait ou on devrait « associer » d'autres espèces d'hexapodes de mêmes « comportement » écologiques. Il adopte, de fait « synusie » au sens strictement écologique, sans limite taxonomique : il s'agirait alors plus justement d'une entomocénose.

Le phytosociologue Philippe Julve, qui a également appliqué le concept aux communautés animales, définit les critères permettant de « reconnaître les synusies sur le terrain » (JULVE 2010). Ils sont selon lui au nombre de sept :

1. L'homogénéité spécifique, en prenant en compte les écophènes (accomodats et stades de développement).
2. L'homogénéité spatiale et temporelle, qui concerne l'espace vital en trois dimensions, l'aire minimale de la communauté, le temps minimal de recherche des espèces.
3. L'homogénéité globale des stratégies de vies, qui prend en compte les types biologiques (plantes) ou les types nutritionnels (animaux).
4. L'homogénéité phénologique qui sépare les phénophases vernales et estivales, les phases migratoires des animaux.
5. L'homogénéité dynamique qui distingue les espèces relictuelles, modales et pionnières.
6. L'homogénéité du biotope qui s'appuie sur la structure de la végétation, le sol et le mésoclimat, sous condition d'échelle.
7. L'homogénéité morphologique qui prend en compte la taille moyenne des espèces, les types morphologiques adaptatifs (voire anatomiques et physiologiques).

Ainsi peut-on déduire que la synusie est un regroupement écologique d'espèces en un lieu (critères 2 et 6) et un moment (critères 4 et 5) donnés, pour un groupe défini (critères 1, 3 et 7).

Si les deux premières conditions ne sont pas difficiles à saisir, la définition du groupe (comme on le voit depuis le début) est plus problématique. Les critères 1, 3 et 7, sont respectivement : la phylogénie, le type biologique, la morphologie. Si le premier et le troisième se comprennent d'eux-mêmes, il nous faut revenir un instant sur le type biologique.

Le type biologique est né chez RAUNKIAER (1905, cf. 1934) : son objet est de définir des groupes, indépendants de la taxonomie, chez les plantes vasculaires. À bien observer leur biologie, il en vient à distinguer cinq grands groupes (avec des sous-groupes) qu'il décrit en fonction de la manière dont l'organisme s'adapte à la mauvaise saison. Il s'intéresse ainsi plus particulièrement aux bourgeons/graines, c'est-à-dire aux organes censés affronter plus directement cette catastrophe saisonnière.

Or ces différences s'incarnent, le plus souvent, dans la forme, ou la morphologie, des individus-espèces concernés. De fait, on ne peut que constater, d'un point de vue théorique ou épistémologique comment, *mutatis mutandis*, peuvent se marier les concepts de synusie et de type biologique.

« Fraction » d'une biocénose, la synusie s'organise autour de facteurs écologiques. Mais, morphologiquement, les types biologiques sont aussi des phénomènes liés aux mêmes facteurs, exprimés morphologiquement (ce que GUINOCHET 1973 appelle « le pouvoir informant de la forme »). De sorte que le groupement qui nous intéresse est une espèce de synthèse entre le type biologique (ou la pression morphologique de facteurs écologiques) et le groupe écologique (ou la pression sociologique de facteurs écologiques) (tableau 2).

« Types biologique » Facteurs internes >	synusies v **relevé** v cénoses	< « Groupes écologiques » Facteurs externes

Tableau 2 Le relevé, au centre de la mise au jour de la cénose

La phytosociologie synusiale distingue ainsi, dans ses relevés, les différents types biologiques, et les syntaxons, par conséquent, prennent corps au sein d'un type biologique. Cette petite révolution n'a pas

toujours été bien saisie (cf. GLEASON 1936, qui rejette la théorie de Lippmaa), mais elle a démontré son intérêt, notamment dans les écosystèmes forestiers ; elle déplace l'interprétation biologique de l'espèce (ou auto-écologique, chez Raunkiaer) à une dimension réellement écologique ; toutefois la majorité des phytosociologues (et par conséquent la majorité des syntaxons) ne sont pas « synusialistes ». Ce n'est pas le lieu ici de discuter de ces différences conceptuelles, mais de considérer que cette conception originale du type biologique assimilé à la synusie peut nous venir en aide.

> Il ne fait aucun doute que les animaux du microhabitat jouent un rôle majeur dans les biocénoses – ils prédominent même dans de nombreuses biocénoses. Il est donc logique de penser qu'il pourrait y avoir une contradiction dans les termes si les communautés végétales devaient être utilisées pour diviser les biocénoses au sein du système de Braun-Blanquet, et qu'il pourrait être plus correct de fonder le système des communautés animales sur une division des synusies. On verra plus loin que la classification des biocénoses dans l'échelle de taille des communautés biologiques – synusie, association, biome – n'est pas un acte arbitraire, mais que le niveau et les formes d'organisation doivent être pris en compte. (RABELER 1960 : 317).

3.3 Les cénoses

Les groupes écologiques sont commodes et utiles, car ils permettent, a priori, de séparer déjà de grandes unités syntaxonomiques. Mais nous n'avons pas encore à faire à de véritables entités appelées cénoses.

Notre objectif est de proposer une structuration syntaxonomique de ces cénoses, et donc de clarifier leur composition, leur éventuelle synonymie, et au besoin de leur attribuer un nom : le syntaxon.

On trouve dans ces travaux historiques l'explicite mention à des cénoses, indépendamment de toute intégration dans un synsystème hiérarchisé – la plupart du temps même n'ont-ils pas de syntaxon correspondant, mais une formule du type « la cénose de l'espèce a et de l'espèce b ». Il n'est pas facile de savoir quel rang attribuer ces cénoses, précisément s'il s'agit plutôt de synusies (de fractions de cénoses) ou plutôt de types biologiques (mais nous verrons plus loin que cela ne doit pas représenter une limite conceptuelle, la hiérarchisation intégrative apparaissant sinon inappropriée en tout cas accessoire dans la structuration du synsystème).

Il convient de souligner avant toute chose un point fondamental : de nombreux écologues ont tâché de vérifier la correspondance entre communautés végétales d'un côté (dont traité avec succès la phytosociologie, avec ses syntaxons regroupés au sein d'un synsystème hiérarchisé) et communautés animales de l'autre (PALMGREN 1928, 1930 ; BRO LARSEN 1936 ; RABELER 1937 1960 ; FRANZ 1943 ; MORZER BRUYNS 1947, MÖRZER BRUYNS ET *AL*. 1959 ; GISIN 1949 ; KONTKANEN 1950 a, b ; STRENZKE 1951 ; VAN HEERDT & KRAMER 1952 ; SZELENYI 1955 ; SCHMID 1966 ; ANT 1968 1969 ; FRANK 1976AB 1977AB ; PASSARGE 1981 ; WILMANNS 1987, etc.), sans toutefois obtenir de spectaculaires résultats.

Le constat est amer : d'une part la zoocénologie accuse un retard de plus en plus abyssal par rapport à la phytosociologie (on parle de ce retard déjà dans les années 40, que dire aujourd'hui ?) ; d'autre part la pertinence de cette possible corrélation n'est pas toujours assurée, bien au contraire.

Pour la malacologie, MÖRZER BRUYNS (1947) avait noté que les différentes tentatives de définitions d'espèces caractéristiques au sens de la phytosociologie étaient probablement vouées à l'échec ; le phytosociologue VAN DER MAAREL (1965) lui emboîte le pas en indiquant que le nombre d'espèces d'escargots est bien inférieur au nombre d'espèces de plantes – que par conséquent les combinaisons possibles sont largement plus restreintes ; d'autre part, comme le remarquait également ØKLAND (1930 ; cf. aussi RABELER 1960), il y a trop d'espèces euryèces, et pas assez d'espèces sténoèces ; à ce titre JUNGBLUTH (1975) écarte justement les espèces ubiquistes, qui certainement représentent une source non négligeable de bruit dans l'accumulation des données. On a déjà cité la position de HÄßLEIN (1966), au même moment, sur les quatre grands habitats suffisants. Les travaux menés au sein d'un même habitat montrent aisément que la relation communauté de mollusque/association végétale n'est valide que jusqu'à un certain point, précisément un point au-delà duquel la précision phytocénologique devient superflue[4].

Van der Maarel poursuit qu'il semble bien y avoir des corrélations avec des assemblages malacocénotiques au sein d'unités phytosociologiques, mais dans ce cas on trouve peu d'espèces différentielles et caractéristiques, alors que les espèces constantes sont dominantes (ou en tout cas, rares sont les auteurs

4 La même remarque se retrouve dans des travaux plus récents – et moins conceptuels. Ainsi le rapport de l'ONB de 2016 (LEGROS *et al.* 2016) sur la relation espèce-habitat estime que pour plusieurs groupes (rhopalocères, odonates, oiseaux), il est vain ou inutile de détailler l'habitat considéré à un niveau de précision excessif (en l'occurrence, le référentiel utilisé est EUNIS).

qui privilégient les espèces fidèles aux espèces constantes ou dominantes. C'est donc remettre en cause le principe fondamental de la phytosociologie, à savoir le concept d'espèce caractéristique fondé sur la fidélité et non sur la dominance ou la constance (cf. BARKMAN 1989).

Quant à l'épineux problème de corrélation entre malacocénoses et phytocénoses, et plus généralement entre les différentes cénoses, bactériennes, végétales, fongiques ou animales, le consensus est maintenant établi qu'il ne saurait y avoir d'exacte corrélation, et qu'il n'est pas utile d'aller en chercher un quand la tâche est matériellement extrêmement ardue sinon impossible.

Les populations animales […] ne se superposent pas à une association végétale en évoluant à la même allure, pas plus que les diverses synusies d'une association végétale ne coïncident uniformément. (DANSEREAU 1945).

L'une des toutes dernières cénologues dont j'ai connaissance résume parfaitement la situation (ŠTAMOL 1991) :

> Les zoologistes qui étudient les biocénoses et l'organisation des communautés animales peuvent prendre divers points de départ. Certains (parmi eux, les malacologues) commencent par l'étude du microhabitat et pensent que les conditions de physionomie du microhabitat sont le facteur décisif pour la formation des zoocénoses […]
> Un autre groupe de malacologues part de la végétation ou de l'association végétale comme unité phytocénologique de base. Certains de ces malacologues notent les différences de composition, de fréquence et d'abondance des espèces d'escargots dans différentes phytocénoses, ce qui les mène à la conclusion que toute communauté végétale d'un certain rang peut former une association avec une communauté d'escargots du même rang […]
> Il y a également des malacologues dont l'étude des communautés d'escargots dans les associations végétales conduit à la conclusion que la phytocénose ne peut pas constituer la base de la création d'une association de mollusques, et qu'il existe une grande variété de composition des espèces de mollusques au sein d'une communauté végétale du niveau de l'association […]
> Cependant, le nombre de travaux dans le domaine de la malacocénologie est encore trop faible pour permettre de tirer une conclusion générale sur les liens entre les communautés d'escargots et les associations végétales. (ŠTAMOL 1991 : 33).

Dans le même temps, comme on l'a vu chez Favre, l'idée de proposer son propre système indépendant n'est pas totalement abandonnée (SCHWENKE 1953, PASSARGE 1981, qui parlait d'ailleurs de « première » (*frühe*) étude de Quézel et Verdier… 28 ans après sa parution !).

Afin d'évaluer si les communautés végétales et animales coïncident, et afin de bien caractériser les communautés (associations comme synusies), il faut prendre en compte les populations d'espèces de tous les groupes animaux représentés au lieu des habitats (*wonhort*) de ces communautés. Dans la pratique, cependant, cela n'est pas possible, et la caractérisation systématique de plusieurs groupes d'animaux ayant une écologie différente est également suffisante pour leur identification systématique. (RABELER 1960 : 320).

Si certaines végétations abritent des groupes particuliers (évidemment ! voudrait-on dire, et ne serait-ce que par intuition ou flair : GISIN 1951) alors certains chercheurs dégagent et déterminent ces groupements, qu'ils rattachent même parfois à des classes et des ordres, (comme ØKLAND 1929, 1930, MÖRZER BRUIJNS 1947, SACCHI 1952, 1953, 1954, HÄßLEIN 1960, 1966, JUNGBLUTH 1975, JUNGBLUTH & DANNAPFEL 1978, FRANK 1975a b c, 1976a b, 1977, 1984, 1985, 1986, ALONSO 1974, PASSARGE 1981, 1982, 1984, 1986, GROSSU 1972, 1973, 1974).

Il semble, en définitive, que pour tous ces auteurs, la cénose est entendue comme un complexe (acception qui n'est d'ailleurs en rien erronée), associant une communauté animale à une communauté végétale.

Le fait que la végétation se confonde avec le grand habitat (DELASSUS & MAGNANON 2014 : 9-10) pourrait être à l'origine de ce point de vue. Pour moi la phytocénose est l'une des expressions particulières de ce grand habitat, mais elle n'est pas la seule, il peut également y avoir des zoocénoses. C'est ainsi qu'il me paraît judicieux de distinguer la part vivante d'un habitat, que j'appelle le *biocène* (l'ensemble des potentielles cénoses) du *bioèce*, ou le cadre favorable, le milieu, si l'on veut ; les deux ensemble forment alors le *biome*. On ne peut chercher les zoocénoses en se référant seulement aux phytocénoses : il convient

donc d'imaginer des zoocénoses pour elles-mêmes. L'intégration de toutes les cénoses, végétales, animales et autres, forme précisément le biocène du bioèce.

Tous ces travaux zoocénologiques semblent toutefois, aujourd'hui, être restés lettre morte. Si des syntaxons ont été proposés, on ne voit pas véritablement l'émergence d'un tableau synthétique syntaxonomique, dans aucun des clades considérés d'ailleurs à deux notables exceptions près : chez Mouthon, pour les bivalves, qui expose une efficiente méthode statistique de détermination et allocation des rangs syntaxonomiques, et chez Defaut et ses collaborateurs pour les orthoptères. On ne voit pas se dessiner encore un cadre animal plus général ; surtout, ces recherches ne semblent pas véritablement partagées par les pairs et ne sont pas encore – à ma connaissance – exploitées, par exemple à des fins de conservation ou de gestion.

Le moment m'apparaît être arrivé de mettre en commun ces connaissances et de les divulguer, par exemple en vue d'applications relevant justement du génie écologique.

C'est ainsi à partir des réflexions, des propositions, mais aussi surtout du matériel que ces auteurs ont produit depuis près d'un siècle qu'un synopsis de ces cénoses a été élaboré et que les bases du prodrome ont été jetées. Celui-ci fait l'objet d'un texte à part mais, avant de le consulter, il convient encore, pour finir, de poser les perspectives méthodologiques et les problèmes épistémologiques d'un tel travail, indiquant d'ailleurs par là les enjeux, les avantages mais aussi les limites qui se présentent maintenant au-devant d'une cénologie renouvelées !

4. Éléments de méthode

Ce qu'on peut retenir, en tout état de cause, est la difficulté de s'entendre sur la nature des regroupements plutôt que sur leurs limites propres, qui se discutent ; doit-on procéder à des découpages d'ordre taxonomique (que fait-on des Prosobranches ?), chorologique-phénologique (larves/imagos, saisons), biologique (ubiquiste/spécialiste), ou véritablement, strictement écologique ? Mais dans ce cas, est-ce à partir de l'habitat considéré ? Et si oui, doit-on préciser cet habitat lui-même (pelouse calcicole) ou le considérer comme un ensemble flou (milieu ouvert) ? Toutes ces questions ont animé la réflexion et c'est, probablement, dans une vision perspectiviste, c'est-à-dire en s'inspirant du maximum de considérations, qu'on parviendra à une solution viable.

4.1 Problèmes bionomiques

Le petit nombre d'espèces animales – à l'exclusion des arthropodes – mais aussi le très grand nombre d'espèces ubiquistes ou en tout cas euryèces a des conséquences évidentes sur la définition des syntaxons et leur organisation au sein du synsystème ; en particulier sur les rangs supérieurs, et sur les rangs inférieurs.

4.1.1 Les rangs supérieurs : division et biocène

Les animaux font-ils la distinction (i.e. leurs communautés expriment-elles une réponse cénologique particulière) entre une pelouse et une forêt ? Oui. En font-ils une entre une pelouse sèche et une prairie ? Entre une yeuseraie et une hêtraie ? Certains oui, sans doute, d'autres non : de grands invariants qui sont formels, les grandes divisions biogéographiques sont alors à l'œuvre : alcalin/acide, plaine/montagne, sécheresse/humidité.

Plusieurs chercheurs (par exemple HÄßLEIN 1938, TISCHLER 1950, KÖRNING 1966…) affirment que ce sont les rangs phytosociologiques supérieurs qui conviennent le mieux aux communautés animales. J'irai plus loin et pense qu'il faut recourir à un rang encore supérieur, qui fasse la charnière entre le synsystème (cénologique) et le système biogéographique (celui des biomes) – ce que Defaut a bien compris.

BRAUN-BLANQUET (1932), comme PASSARGE (1966), avaient imaginé ce rang supérieur (au synsystème jusque-là échafaudé : association > alliance > ordre > classe), qui rassemble les groupements au niveau d'un continent comme l'Europe et marque donc le saut de la cénologie à la géographie, de la cénose au paysage… Comme le souligne HADAC (1967), on quitte alors le simple champ de l'écobiologie et on entre dans le domaine de la biogéographie. Ce rang supérieur est équivalent à la *formation* (c'est d'ailleurs ainsi que l'appelle Passarge) ou la *division* (pour Hadac). Braun-Blanquet le nomme « cercle de végétation » et Jakucs « type de végétation ». Nous ne sommes pas non plus très loin (sans le recouvrir totalement) du

concept de *biome* (on note que la formation concerne préférentiellement le monde végétal, et le biome préférentiellement le monde animal : BEARD 1978).

Considérons un instant les guides territoriaux des milieux naturels qui existent : par exemple celui de la Suisse (DELARZE *et al.* 2015), celui de l'ex-région Poitou-Charente (TERRISSE 2012), et celui des Alpes françaises (du Jura à la Provence) (VILLARET *et al.* 2019). Ces guides sont utiles pour déterminer, décrire, et éventuellement gérer/conserver les habitats en place, avec leurs espèces (végétales et animales) caractéristiques ; bien évidemment, il est illusoire d'aller très loin dans le détail phytosociologique[5], et bien souvent, ce sont les rangs supérieurs qui sont présentés, jusqu'à celui de l'alliance. Mais ces habitats (les alliances de la phytosociologie) sont regroupés en grands chapitres, les grands types d'habitat.

Julve développe, dans le cadre de son programme personnel Catminat, un catalogue complet des cénoses végétales d'abord européenne, et aujourd'hui mondiale. Il propose une première clef de ce qu'il nomme « grands habitats », qui sont aujourd'hui au nombre de 21. Il tâche d'associer pour chacun d'eux des cénoses animales, et ce pour différents compartiments faunistiques : mammifères, reptiles, amphibiens, oiseaux, papillons, et mollusques. Bernard Defaut, lorsqu'il établit les bases du synsystème des orthoptérocénoses, recourt au concept de « division » comme unité supérieure. Celle-ci intègre des éléments géographiques (climatiques en particulier), et souligne la nécessité de penser une articulation entre les unités cénologiques et une classification des biomes. Tous ces concepts correspondent pour moi au couple bioèce-biocène, plutôt qu'à une phytocénose en particulier.

On peut retenir un nombre restreint de biomes[6] : les quatre de Häßlein (ou Granai), si l'on veut : les eaux, les roches, les milieux ouverts, les milieux fermés ; plus ceux qui n'étaient pas considérés : l'océan ; le littoral ; les zones humides ; les landes et fourrés. Ceux-ci peuvent ensuite se diviser en *bioèces*, où peuvent se développer des formations cénotiques, les *biocènes*[7] ; ceux-ci peuvent être construits de différentes manières, par exemple 30 unités morphologiques chez KLUGH (1923), 25 unités écosystémiques, dont deux strictement saprogènes et deux strictement biogènes chez HUGUET DEL VILAR (1929), 20 unités bioclimatiques chez DANSEREAU (1957), etc.).

En Europe, on oscille autour d'une dizaine de biomes ; certains sont communs, d'autres sont localisés ou marginaux, mais tous présentent suffisamment de caractères pour accueillir des biocènes remarquables qu'il s'agirait de décrire, et éventuellement d'analyser (en cénoses toujours plus fines).

4.1.2 Les rangs inférieurs : l'alliance

On serait tenté *a priori* de calquer l'organisation du système des cénoses (le synsystème) sur les habitudes de la phytosociologie. On décrit des associations, et celles-ci s'intègrent dans un système hiérarchique ascendant, d'abord dans des alliances, puis dans des ordres et des classes.

Sacchi, par exemple, décrit la cénose littorale, de la Manche à la mer Ionienne, à *Cochlicella acuta* et *C. barbara*, et il en fait naturellement, une association – je pense qu'il envisage l'unité minimale de la cénologie (avec le suffixe classique en –*etum*). Il se passe d'ailleurs sans souci des autres rangs intégrés : il est probable que ceux-ci répéteraient inutilement l'association des deux espèces (on peut admettre que dans toute l'Europe ce groupe est le même), sans gain notable d'information.

De très loin, ce sont Häßlein et Frank qui développent le plus le synsystème malacologique et, comme Sacchi, ils recherchent des associations. Ils nomment les rangs, mais n'installent pas de syntaxons avec les suffixes phytosociologiques : ils leur adjoignent des listes d'espèces caractéristiques (ce que reprendra et complétera Jungbluth), et ce pour chaque rang, mais avec la limite des « quatre rangs », et de manière qu'on pourrait appeler « sigmatiste » (ou de phytosociologie classique), où les types biologiques sont mélangés. Ils restent évidemment une base essentielle pour le synopsis. Comment l'organiser ?

5 D'autres référentiels, plus strictement phytosociologiques, font ce travail, mais, par voie de conséquence, ils demeurent dans le domaine végétal. Voir en particulier les remarquables travaux des CBN de Bailleul (CATTEAU *et al.* 2010) ou de Brest (DELASSUS & MAGNANON 2014). Ce dernier présente d'ailleurs une remarquable synthèse sur ces questions syntaxonomiques théoriques que malheureusement je ne peux citer ici (cf. la première partie, « Concepts, principes et méthodes », p.8-29).

6 Qu'on me permette d'aller vite ici : je détaille longuement par ailleurs (Vincent 2021a) l'histoire et les définitions de ces concepts, fondamentaux pour l'ensemble de l'édifice écologique.

7 On pourra rapprocher le couple bioèce-biocène du couple classique biotope-biocénose (formant l'écosystème selon Tansley, Odum, et largement repris depuis au point de dominer) : si je passe par d'autres termes, c'est pour insister sur la dimension biogéographique (et non biologique) de l'écosystème, concept qui est né en opposition à la phytosociologie et par conséquent ne saurait trouver grâce au sein une cénologie renouvelée.

1. Entendu que les synsystèmes ne peuvent se superposer exactement, il convient aux chercheurs de s'accorder sur le rang « le plus utile », c'est-à-dire le plus efficient pour décrire une communauté à une échelle et à un moment donnés :

- il n'est pas nécessaire, ni évident, que tous les synsystèmes doivent se structurer en quatre rangs hiérarchiques identiques à ceux de la phytosociologie. On l'a déjà dit, celui-ci est fonction du nombre total d'espèces ainsi que du nombre d'espèce euryèces (ou du rapport, si l'on veut, entre espèces euryèces et espèces sténoèces au sein d'un clade) ;
- à cela s'ajoute encore que le synsystème doit pouvoir être imaginé au sein d'un clade choisi, et, de fait, il devrait pouvoir s'intégrer au sein du phylum auquel le clade appartient : on voit mal comment manipuler des intégrations de systèmes synécologiques à chaque fois constitués de quatre rangs et d'autant de syntaxons dans un système général.

- de fait, il peut y avoir plus de quatre rangs (peut-être est-ce le cas chez les insectes) mais il est encore plus envisageable qu'il y en ait moins de quatre ; à quoi s'ajoute enfin une simple constatation épistémologique : les biologistes ont mis près de cinq siècles pour adopter un arbre phylogénétique qui ne soit pas rendu arbitraire par des divisions ou des assimilations parfois hasardeuses (superstitieuses voire mystiques comme la classification classique,du règne à l'espèce, composé de sept degrés, chiffre supposé être parfait) ; l'introduction de super- et d'infra-rangs a rendu le système aussi complexe que peu maniable. On sait par ailleurs que le concept d'espèce est différent d'un compartiment à l'autre, d'un règne à l'autre même, et on ne voit pas pourquoi on devrait adopter la vue de l'une ou l'autre.

On ne peut d'ailleurs tenir rigueur aux spécialistes qui « découpent » le milieu en autant de puzzles différents. Le danger est de s'acharner à retrouver dans le jeu du voisin des pièces absolument comparables aux siennes. (RIOUX 1958 : 146).

Je pose que la même logique conduira à faire éclater le synsystème, déjà bien « rongé » par les sous-rangs, dénotant une complexité du vivant mal « cadrable » dans un système rigide. La biologie s'est adaptée en proposant la cladistique ; parions sur l'avenir d'une syncladistique !

2. C'est logiquement l'association qui serait porteur de l'information bio-écologique maximale. Or les associations sont souvent trop locales, ou trop partiales, pour être connues ou repérées par un non-spécialiste. Elles sont également trop nombreuses, comme le regrettent de nombreux praticiens, ce qui pose le problème là encore d'une hiérarchisation et d'une harmonisation des syntaxons entre eux. Elles sont les *actualisations concrètes* (une liste d'espèce) d'une abstraction (bioèce > biocène > division > alliance), un peu comme la *langue* est l'actualisation concrète de la faculté de *langage*. Simplement, je pense d'une part qu'il est trop tôt pour décrire des associations ou synusies chez les mollusques, et dans plusieurs autres groupes animaux (à l'exception des arthropodes) ; d'autre part l'opération est rendue difficile (parce que redondante) du fait du nombre d'espèces.

Cela ne signifie pas qu'il faut oublier associations et synusies, bien au contraire : qu'on en décrive encore afin d'enrichir notre catalogue, mais prenons non seulement garde à ne pas multiplier des synonymes, ou à ne pas décrire comme association des alliances de communautés qui seraient « basales » ou fragmentaires, mais pensons encore à l'usage que nous pouvons faire de la cénotique : non pas une méthode destinée au plaisir de seuls spécialistes (à l'œil assez affûté pour reconnaître par exemple les sous-associations), mais un outil pour la connaissance et la préservation de la nature ; bref un outil de naturaliste.

Je suggère donc, pour toutes ces raisons, que l'on se focalise, *dans un premier temps*, sur un rang 'consensuel' (porté par nombre de référentiels et guides) comme celui de l'alliance (dont le suffixe '–ion' évoque l'association, au sens général de communauté), en cela qu'il renvoie à une réalité assimilable par le plus grand nombre. Si l'association, concrète, *se voit*, l'alliance *se conçoit*. On pourrait proposer une analogie avec l'écriture : les mots sont faits de lettres mais, lorsque nous lisons, nous lisons chaque mot 'pour lui-même', nous ne lisons pas chacune des lettres. L'analogie pourrait même être poussée plus loin : les lettres de l'écriture alphabétique n'ont pas de valeur sémantique en soi, mais seulement phonétique : les espèces, en revanche, ont une espèce de valeur en soi, indépendante de celle que leur assemblage indique. Or si maintenant nous considérons par exemple l'écriture idéographique chinoise, chaque trait possède son sens : c'est plutôt sous ce rapport-là que l'on doit considérer le passage entre les espèces et les cénoses.

4.1.3 Le microhabitat

Les mollusques gastéropodes continentaux sont, pour la majorité d'entre eux, millimétriques. L'adéquation parfaite entre une végétation définie et un groupement malacocénotique n'existe pas. D'expérience, on constate, par exemple, que dans un milieu humide donné (*Caricion davallianae*) on trouve non seulement les mêmes malacocénoses que dans un autre milieu donné (*Caricion elatae*, *Molinion caerulae* ou encore *Phragmition australis*), mais encore peut-on y trouver plusieurs malacocénoses différentes selon une échelle qui n'est pas celle de l'habitat (la phytocénose), mais celle de ses parties : on n'est donc pas au niveau de l'association ou de la synusie, mais à un niveau encore inférieur – celui du microhabitat (*mérocénose* de Mörzer Bruyns ; *synusie* de rang un, selon Gams), par exemple : la litière peu inondée ; la feuille plane et lisse de graminoïde ; le revers d'une écorce ; le cœur d'une bryophyte.

Ce seraient donc ces cénoses-là qui seraient les véritables unités minimales de la malacocénotique. Mais celles-ci sont tellement localisées, et tellement paucispécifiques, qu'il me paraît illusoire d'en dresser pour l'instant un catalogue pertinent. C'est une tâche supplémentaire pour le malacocénologue du futur. Elle va se poser dès qu'il s'agira de définir un échantillonnage…

4.2 Recherche des types biologiques malacocénotiques

Avant de procéder à l'établissement du prodrome en tant que tel, il convient encore d'en fixer précisément les limites. Il nous faut préciser comment sélectionner les espèces retenues ou, dit autrement, quelle nouvelle typologie préprodrome peut nous être utile.

Nous revenons alors aux types biologiques. Pourquoi s'interroger sur les types biologiques ? Il faut considérer que les impacts que peuvent avoir différents facteurs sur des populations ou des communautés biologiques, qu'il s'agisse de transition climatique, géologique ou écologique des habitats, de perturbation/pollution ou bien de gestion ne seront évidemment pas les mêmes pour des espèces de litières millimétriques endémiques ou des espèces ubiquistes grimpeuses et centimétriques.

D'ailleurs la vie même de ces différentes espèces ne peut être la même : la durée de vie, le mode de déplacement, la capacité à fuir les prédateurs ou à se protéger des intempéries, tout ceci induit des différences de réaction (de 'réponse') selon que l'on est de tel ou tel type biologique.

De fait, si l'on considère un ensemble d'espèces similaire du point de vue de ce type biologique, on conçoit aisément ou plus aisément encore les syntaxons ainsi définis. Chacun de nous sait faire de la phytosociologie sans le savoir, comme M. Jourdain, lorsqu'on distingue une prairie d'une forêt par exemple, ou quand on voit la différence formelle (morphologique) entre une forêt de feuillus et une forêt de conifères, ou bien lorsqu'on oppose une forêt de chêne vert à une forêt de chêne blanc… Pourquoi ne pas considérer qu'il puisse en aller de même pour les animaux, et donc les mollusques ?

À part des évidences crasses, propres à la classification elle-même (les céphalopodes ne sont pas les bivalves et ne sont pas les gastéropodes), au sein donc d'un clade défini, par exemple les gastéropodes, quels seraient les traits morphologiques ou écologiques (mais dans notre esprit les uns ne vont guère sans les autres) distinctifs des types biologiques ?

Dans la littérature malacologique, il semble qu'il n'y ait pas un accord fondamental sur le sujet. ØKLAND (1929 : 750) cite bien Raunkiaer, mais s'en tient aux préconisations techniques sans entrer dans le détail. Boycott, dans un texte ancien (1929), s'inspire également de Raunkiaer, mais ne reprend pas ses idées dans le texte de 1934 évoqué plus haut. Il « sent » un ensemble de relations, liés à différents facteurs, mais il affirme dans le même temps que « les espèces qui vivent dans les pires endroits se retrouvent également dans les plus favorables » ; il construit un tableau de ces groupes (comprenant de une à cinq espèces), où « chaque groupe étant moins exigeant en matière d'abri et d'alcalinité que celui qui se trouve sous lui ». Malheureusement ces groupes ne sont pas typiquement écologiques, et il partira plus tard, comme on sait, sur de « grands habitats ».

Après de multiples expérimentations, il m'est apparu possible de relever quatre traits fondamentaux de discrimination des types biologiques chez les mollusques (pour tous les aspects plus strictement physiologiques et biologiques, cf. BARKER éd. 2001 2004, CAMERON 2016, PONDER *et al.* 2019, 2020).

4.2.1 Coquille (et manteau ?)

On a bien sûr beaucoup glosé sur la forme de la coquille (sphérique ou fusiforme), l'origine de cette distinction, ou bien encore sur l'absence ou la présence d'une coquille complète (où l'animal peut se rétracter complètement) chez les limaces, semilimaces et escargots, et sur le sens ou les causes de ces adaptations.
Il semble en effet que la coquille (et sans doute plus justement l'ensemble coquille+manteau) est un trait important et probablement un bon symptôme écologique ; le manteau n'est-il pas, du reste, avec la radula, la principale synapomorphie du phylum (LECOINTRE & GUYADER 2001 : 230) ?
Sacchi a développé un point de vue original, dans les années 50, en distinguant différents morphes de coquille : ce n'est pas tellement la taille qui l'intéresse, mais la composition, la matière, bref des « formes biologiques expressives […] comme les formes biologiques adoptées par les botanistes » (1952 : 432). Il distingue ainsi :

> a) *Chaliconchae* (C). Formes à coquille d'aspect calcaire ou crétacé, blanche, sans bandes ou avec de minces bandes brunes : ce sont les formes les plus résistantes à la sécheresse, qui peuvent éviter les dangers d'une surface surchauffée du sol en s'éloignant le long de tiges ou d'autres supports [ou non].
> b) *Chaliconchae* « mésoxérophiles » (CM), moins xérorésistantes que les C, qui ne présentent pas la réaction du géotropisme négatif, mais au contraire recherchent à la base des touffes de végétation, ou sous les pierres, en s'enfonçant dans le sol, la fraîcheur et l'humidité […]
> c) *Keratoconchae* (K), typiquement mésophiles, à test corné, plus ou moins épaissi, mais d'aspect moins calcaire que les formes précédentes, souvent coloré ou orné de bandes voyantes […] ou bien lactescent, laissant paraître la couleur du corps de l'animal […] ou encore jaunâtre ou brun, typiquement d'aspect corné ([…] Les formes K résistent à la sécheresse, s'enfonçant dans la végétation plus touffue, s'enfouissant dans l'humus, le tapis de mousses, les feuilles mortes, ou pénétrant dans les fentes des rochers.
> d) *Hyaloconchae* (H) Hygrophiles, à test mince, souvent hyalin, ou même membranacé. Ils supportent très peu, encore moins que les K, l'irradiation solaire directe, et la précision même de leur hygrophilie les empêche de se trouver en butte à la sécheresse. Elles habitent les biotopes humides et obscurs et sont, pour la plupart, crépusculaires ou nocturnes […] Une deuxième catégorie de H est représentée par les Succineidae, qui, bien que moins héliofuges que les formes citées ci-dessus, ont une hygrophilie poussée à un tel point que plusieurs espèces se confondent dans leur habitat avec des formes hydrophiles de boue p.ex. avec Galba truncatula Müll.
> e) *Nudae* (N), sans coquille externe […] ou avec une coquille très réduite […] qui partagent l'écologie des H, n'ayant d'autre moyen de défense contre les conditions défavorables du milieu. Leur mobilité plus grande, liée à la réduction de la coquille, permet notoirement à des H et des N des habitudes carnivores (Sacchi 1952 : 432-434)

Dans son étude d'inspiration statistique, BEGUINOT a, lui aussi, considéré des morphes de coquille : sphérique ou conique ; mais, outre qu'il considère, pour les espèces dites « fusiformes » la largeur et non la longueur, ce qui est étonnant, il trouve qu' « aucune relation significative ne ressort entre le niveau d'ICN [l'indice contextuel de compétitivité numérique, indice statistique exposé dans l'article] […] et d'autre part, soit la taille adulte moyenne des espèces, soit encore le type de forme des coquilles » (2013 : 14).
Si nous conservons toutefois comme trait ce caractère morphologique, alors on peut résumer ainsi pour les espèces continentales, sa diagnose (on ne traite que des gastéropodes – les bivalves sont simplement pour l'instant notés « B ») :

Gastéropodes
- coquille où l'animal se rétracte G
  - sphérique Gs
  - conique Gc
- coquille où l'animal ne peut se rétracter en entier : semilimaces Y
- apparence d'absence de coquille : limaces Z

Ce trait est même fondamental : on sait que plus les milieux sont acides, plus les espèces à coquille fragile ou sans coquille du tout sont favorisées (elles nécessitent moins de calcaire) ; elles sont également souvent carnivores (ou non-herbivores strictes).

4.2.2 La taille

La taille de l'animal (et donc de sa coquille) me paraît également décisive. En effet si un escargot de Bourgogne *Helix pomatia* et un minuscule *Punctum pygmaeum* présentent le même type de coquille, le même mode énergétique (respiration et trophie, cf. *infra*) et grosso modo le même type d'habitat (le sol forestier), il semble évident qu'ils ne sauraient partager les mêmes conditions écologiques, ne serait-ce qu'au regard de la longévité, de la fragilité, de la prédation, etc.

J'ai donc décidé de séparer les espèces millimétriques (le gros des troupes) des espèces centimétriques (les exceptions, les monstres). Le problème qui se posait était alors de savoir quelle limite choisir pour séparer les deux ensembles.

Si littéralement nous prenions le centimètre comme seuil, nous aurions un groupe très vaste d'espèces millimétriques, qui irait du millimètre (*Punctum pygmaeum*) à dix fois cette taille (*Trochulus spp.*), et cet écart me paraît exagéré : là encore il faudrait vérifier qu'un *Punctum* et un *Trochulus* ont une chance d'interagir au sein d'une cénose. Il faudrait par ailleurs tenir compte de certaines qualités physico-chimiques, en plus des données écologiques, comme la tension superficielle de l'eau, la gravité, etc. autant d'études qui, à ma connaissance, sont encore balbutiantes, mais qui ont certainement un impact sur les déplacements (par exemple) des espèces (WILSON 1975, SCHAMP *et al.* 2010).

J'ai finalement opté pour le seuil de 0,5 cm, sur l'intuition de CAMERON (1987, cf. CAMERON & COOK 1989), mais en notant, au moins provisoirement, les espèces oscillant autour de 0,5 cm en moyenne (±0,1 cm, soit l'intervalle compris entre 0,4 et 0,6 cm), si leur traitement peut être utile, tout en les considérant, selon le cas, comme des espèces centimétriques ou millimétriques. Ce ne sont pas des quantités énormes d'espèces mais tout de même des espèces très largement réparties, par exemple *Discus spp.*, *Trochulus spp.*, nombreux *Oxychilidae*…

4.2.3 La respiration

Le troisième trait est également lié à la biologie et à la phylogénie. C'est le point qui a suscité le plus d'interrogations et de réflexions, notamment devant certains relevés en particulier où dominaient, avec plusieurs dizaines d'individus deux ou trois espèces, telles que *Pomatias elegans* ou *Carychium spp*.

Ces espèces se différencient morphologiquement, par la respiration ; si l'on souhaite prendre en considération les types biologiques, il me semblait étranger de mêler dans un même relevé les espèces branchiées et operculées, dénotant un vestige de lien au milieu aquatique, et les pulmonées, qui s'en sont affranchies.

C'est ainsi que j'ai séparé tous les gastéropodes terrestres « branchiés » des autres (Prosobranches au sens large : Pomatidés donc, mais aussi Elobiidés, grand facteur de 'bruit', mais encore les Aciculidés). Je note que GROSSU (1973) avait signalé cette distinction écologique, par ailleurs également soulignée par SCHILTHUITSEN *et al.* (2005).

Ce n'est pas toujours évident, étant donné les mouvements de la syntaxonomie, mais c'est une base de travail qui pourra par la suite être revue si nécessaire (à ce titre le cas de *Carychium* est assez déroutant).

4.2.4 La trophie

Enfin un trait fondamental chez beaucoup d'animaux concerne la manière dont ils se nourrissent, la trophie. En effet, comme cela a été maintes fois exposé par les écologues, le type de trophie est directement un point écologique. Philipe Julve l'avait montré pour les mammifères africains, et l'a étendu à tous les animaux.

Dans la littérature malacologique, BENECKE (1918) avait également eu cette intuition que les espèces formaient éventuellement des groupes différents selon leur type de nutrition. Il distingue ainsi trois types parmi les espèces que nous appelons herbivores par abus de langage (puisqu'aux herbivores stricts nous associons inconsciemment les fongivores) : les mycophages, les herbivores stricto sensu et les pléophages (synonyme d'omnivores) ; cette trichotomie est reprise par la suite, par exemple chez FRÖMMING (1956), SCHMID (1966), plus récemment chez BABA & PODANI (1996).

Le problème le plus important concerne les détritivores : s'ils sont en mesure d'ingérer des molécules animales, alors nous les considérons comme carnivores. D'ailleurs Julve les rassemble dans le même type. Quant à moi je considère qu'on peut distinguer, pour résumer, les herbivores stricts et les carnivores stricts (tels que beaucoup d'Oxychilidae), mais malheureusement ce trait est assez faible chez les Gastéropodes car beaucoup d'espèces ont un régime très varié (pléophages).

4.3 Méthodologie

4.3.1 Un catalogue cénologique
Afin d'établir les syntaxons, je m'appuie sur différents jeux de données :

1. Nos propres relevés de terrain, selon la méthode exposée ci-dessous, dans l'esprit de la phytosociologie. Ceux-ci sont essentiellement réalisés en France et en Italie.

2. Les tableaux cénologiques de la littérature, peu nombreux mais qui existent toutefois, spécialement dans les années 50 : ils définissent des cénoses sans toutefois franchir le pas de les nommer expressément, à de très rares exceptions près (Sacchi) — que dans certains cas je reprends ici et valide de fait.

3. Les tableaux de la littérature qui traitent d'assemblages, de guildes, de peuplements ou de populations, mais sans objectif strictement cénologique. Les recherches statistiques sur la biologie et l'écologie des espèces fournissent un très grand nombre de données de bonne qualité, dans lesquelles on peut puiser nombre d'informations ; ces recherches portent généralement sur la corrélation entre deux ou plus de deux variables concernant un certain nombre d'espèces ; ces variables peuvent concerner aussi bien lesdites espèces que leur environnement, les relations avec d'autres espèces, intra- ou infrataxinomiques, les conditions stationnelles abiotiques (physico-chimie) ou biotiques (habitats), etc. Mes recherches s'éloignent régulièrement de ces études, mais je leur suis grandement redevable.

Les communautés fossiles, utilisées aussi bien en géologie qu'en archéologie humaine pour déterminer la date des gisements sont susceptibles de fournir des informations complémentaires, mais elles restent à manier avec prudence, pour des raisons évidentes.

4.3.2 Un répertoire écospécifique : *Malacobase*
Comme Philippe Julve a créé le catalogue *Baseflor* qui expose l'ensemble des connaissances sur la biologie et l'écologie des espèces de plantes vasculaires françaises, j'ai élaboré un catalogue qui regroupe ces mêmes informations, *Malacobase*.

Ce catalogue en perpétuelle évolution (selon les avancées des connaissances qui touchent aussi bien la biologie, que l'écologie et la taxinomie) doit être considéré comme un outil pratique notamment pour la mise en forme des relevés, notamment parce qu'il permet de différencier aisément les types biologiques ainsi que les groupes écologiques.

Ce fichier est disponible en ligne dans une version qui évoluera et sera mise à jour, ainsi que les tableaux cénologiques. http://cernuelle.com/file/fichiers/VINCENT 2021_Malacobase-CONTINENTAL.xls

4.3.3 Applications
À part le plaisir de l'inventaire/l'invention, et celui de l'imaginaire, consistant à inventer des formes particulières (les syntaxons), la cénologie présente d'évidentes applications :

- l'application la plus simple, est de considérer le syntaxon, comme la cénose, comme une abstraction, un artefact humain, mais si on acceptait cette dimension subjective au sens anthropique du terme, je pose qu'on pourrait beaucoup plus facilement, non seulement mesurer la rareté et la beauté de certains groupements, ou bien la relative anthropisation de tel ou tel groupement.
- concernant la connaissance : si l'on pouvait dénommer des « formations animales » comme on est en mesure de nommer des formations végétales (le bas-marais alcalin ; la hêtraie calcicole, par exemple), on gagnerait un temps précieux ; mais surtout on proposerait un début d'intégration, allais-je dire totale, au niveau du bioèce (les recherches en archéologie, par exemple, en bénéficieraient) ;
- concernant la préservation : c'est l'aspect le plus évident : si l'on pouvait définir par exemple que la cénose des « gastéropodes millimétriques hygrophiles de bas-marais alcalins calcicoles » était à protéger (même si les espèces caractéristiques étaient absentes), on pourrait rapidement et facilement protéger de nombreux espaces naturels.

4.3.4 Limites
Il s'agit de considérer ici que nos syntaxons, nos cénoses, sont des constructions perspectivistes qui associent des données objectivables (des chiffres) et des impressions subjectives (des interprétations) (voir LOCKWOOD 2011, DANSEREAU 1957) : « la connaissance des biocénoses reste actuellement teintée d'un important coefficient de subjectivité » (RIOUX 1958 : 148). Ce ne sont pas des réalités tangibles, mais des représentations symboliques, faites de langage – et donc sujettes à interprétation. C'est important car ces constructions peuvent tout aussi bien prendre d'autres formes selon d'autres points de vue.

Nous nous heurtons à une véritable question épistémologique et donc méthodologique (nous l'avons exposée dans VINCENT & CATTEAU 2021). Comme le souligne Whittaker :

> Ces articles suggèrent un éparpillement d'idées alors que leurs auteurs n'ont trouvé aucune voie claire vers une classification efficace des communautés animales. La plupart des auteurs du Sud se ressemblent par l'accent qu'ils mettent sur l'approche qualitative des communautés animales par le biais d'espèces diagnostiques, et par leur rejet de l'approche par la dominance caractéristique des auteurs du Nord et de langue anglaise. Les auteurs du Nord ont critiqué cette approche, estimant qu'elle sacrifie une grande partie des informations qu'un échantillon de communauté animale offre comme base de classification. (WHITTAKER 1962 : 67).

Et Franz :

> La nette démarcation mutuelle des tâches de la biocénotique et de l'écologie montre que la biocénotique, en tant que science descriptive, s'intéresse principalement à l'enregistrement des caractéristiques qualitatives et synthétiques des communautés d'organismes, tandis que l'écologie, pour résoudre de nombreuses questions, exige avant tout une documentation exacte de la composition quantitative des biocénoses. Comme l'acquisition de ces données est beaucoup plus difficile et laborieuse et n'est économique que si une évaluation cohérente des données quantitatives est effectuée, la question se pose de savoir si de nombreuses études biocénotiques peuvent complètement se passer de la détermination exacte des caractéristiques quantitatives des biocénoses. (FRANZ 1950 : 110).

La logique phytosociologique voudrait que l'on analyse très précisément les relevés réalisés (qu'ils proviennent de la littérature ou qu'ils soient effectués ad hoc), et que l'on procède à l'opération de diagonalisation des tableaux (voir GUINOCHET 1973, DE FOUCAULT 1986, MEDDOUR 2011). C'est ce que nous cherchons à faire, avec la précision que nous procédons à la diagonalisation non seulement au sein du type biologique considérée (nous référant en cela aux concepts de la phytosociologie synusiale : GILLET et al. 1991).

J'ajouterai également que l'idée de traiter l'ensemble de celles-ci au moyen des opérations statistiques désormais classiques est séduisante : mais en vérité on peut raisonnablement penser que l'ACM et l'AFC sont peu utiles étant donnée la nature des données (quantitative pour l'essentiel). Reste donc l'ACP comme principal moyen d'investigation, mais là nous nous heurtons alors à une double contrainte :

- nous devons travailler avec un nombre de relevés limité : tous les relevés sont utiles, mais tous n'ont pas été faits dans les règles de l'art ; en particulier, bien souvent, aucune aire minimale ou, pour parler plus justement dans le cas des animaux, aucun volume minimal n'est véritablement défini (ou partagé par la communauté scientifique).
- le nombre d'espèces effectivement contactées au sein du clade, avec beaucoup d'espèces endémiques très localisées, mais aussi de forts contingents de plusieurs espèces euryèces : à l'échelle d'une région, d'un pays ou d'un continent, on retrouve bien souvent des espèces très communes à très large amplitude, ou bien des espèces endémiques, par définition peu cénologiquement sociables, mais rarement des espèces « critiques », ou en tout cas en nombre suffisant.

En outre le choix des espèces, qui est évidemment subjectif (basé sur l'expérience, l'observation, la connaissance, par exemple la recherche d'espèces hygrophiles dans les zones humides), et notre division en types biologiques réduit encore plus les effectifs.

J'ai opéré ce traitement statistique à plusieurs tables de données de nature différente (par la taille, par le poids relatifs, par la dition, par le biocène, par l'auteur), et les ai mises en forme visuellement par classification hiérarchique, et pratiquement à chaque fois les résultats de l'analyse des composantes principales ne rendaient pas d'interprétation qui n'était pas visible à l'œil nu; c'est véritablement une limite de l'analyse numérique des cénologies chez les animaux, que les espèces sont trop peu nombreuses et/ou trop peu spécialisées.

Une autre limite regarde le lien entre cénoses au sein d'un même biocène ; si l'on pose qu'il n'y a pas de relation nette entre une phytocénose (au sens d'un rang syntaxonomique) et une malacocénose ou une zoocénose, ou bien entre deux zoocénoses, il n'est pas utile alors de considérer l'une et l'autre dans un même geste : au contraire, il s'agit précisément de les différencier, à charge aux écologues, dans un second

temps, de vérifier qu'il pourrait exister des supersyntaxons associant une phytocénose et une ou plusieurs zoocénose(s) ; ce n'est pas l'objet de ce travail. Les malacocénoses sont considérées pour leur propre intérêt indépendamment des autres zoocénoses : la cénologie est d'abord intracladienne, si l'on veut, elle n'est pas encore une syncénologie qui s'intéresse à des niveaux d'intégration supérieurs, qui sont précisément ceux du biocène, du biochore ou du bioèce.

J'ajoute enfin que j'ai choisi de nommer les divisions à partir des noms d'espèces de même type biologique dans un souci de logique entre les rangs : si l'on sort du type biologique, par exemple en associant une espèce millimétrique à une espèce centimétrique, on quitte l'approche synusiale. Si, d'un autre côté, on imagine la division comme le plus haut rang cénologique, il convient alors de choisir deux espèces représentatives du biocène, or cela devient très épineux pour la plupart des biocènes (avec beaucoup d'espèces appartenant à différents types biologiques), par exemple les milieux forestiers ou aquatiques. C'est qu'il manque encore une description du biocène considéré dans son ensemble (avec toutes les, ou l'essentiel des biocénoses), laquelle doit probablement s'affranchir de se baser sur des noms d'espèces : il est en effet peu crédible que deux espèces seulement définissent par exemple toutes les forêts (un mammifère plutôt qu'une plante ?) ou toutes les rivières (un mollusque plutôt qu'un poisson ?). On espère que ces pages puissent nourrir ces recherches à venir.

Bibliographie

AAVV 1951. [Actes du colloque sur l'écologie de 1950 à Paris], in *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, n°XXXIII, Paris, C.N.R.S [note de Pascal Acot : 'Les Actes du colloque sont constitués par 4 fascicules de *L'Année Biologique* (3e série, t. 27, fasc. 2, 4, 6, 7, 1951). Le fascicule 5 étant sauté (pages 161-242), la pagination des fascicules [pp. 76-582] ne correspond pas à la pagination réelle des Actes (350 pages). L'éditeur a donc établi une pagination double. Les références qui suivent renvoient à la pagination réelle et non à celle des fascicules. Les comptes-rendus des discussions sont inclus dans la pagination des communications données en référence.']

ACOT P. 1994. Le Colloque international du CNRS sur l'écologie (Paris, 20-25 février 1950), in J. Gayon & C. Debru (éd), *Les Sciences biologiques et médicales en France, 1920-1950*. Paris, CNRS-Editions : 233-240.

ALONSO M. R. 1977. Ensayo sobre las malacocoenosis terrestres de la Depresion de Granada (Espana). *Malacologia*, 16(2) : 561-577.

AMIET J.-L. 1963. *Recherches sur le peuplement entomologique de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba (Guinée)*. Thèse. U. de Lille.

AMIET J.-L. 1967. *Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes)*. Paris, Muséum national d'Histoire naturelle.

AMIET J.-L. 1968. À propos des méthodes et des techniques d'étude des entomocénoses terricoles. *Annales de la Faculté des Sciences de Yaoundé*, 1 : 101-110.

ANT H. 1968. Quantitative Untersuchungen der Landschneckenfauna in einigen Nordwest-deutschen Pflanzengesellschaften. *lnt. Symp. Pflanzensoziol. Stolzenau/Weser 1963* : 141-150.

ANT H. 1969. Die Malakologische Gliederun einiger Buchenwaldentypen in Nordwest-deutschland. *Vegetatio*, 18 : 374-386.

AUDIBERT C. & BERTRAND A. 2015. *Guide des mollusques terrestres*. Paris, Belin.

BABA K. & PODANI J., 1996 A multidimensional scaling study of niche sepration in terrestrial snails. *Coenoses*, 11(3) : 115-122

BARKER G.M. (éd.) 2001. *The biology of terrestrial mollusks*. Wallingford/Cambridge, CAB Publishing.

BARKER, G.M. (éd.) 2004. *Natural ennemies of terrestrial mollusks*. Wallingford/New York City, CAB Publishing.

BARKMAN J. J. 1978. Synusial approaches to classification, in WHITTAKER 1978 : 435-491.

BARKMAN J.J. 1989. Fidelity and character-species, a critical evaluation. *Vegetatio*, 85 : 105-116.

BARTOLI C. 1966. Études écologiques sur les associations forestières de la Haute Maurienne. *Annales des sciences forestières*, 23(3) : 429-751.

BEARD J.S. 1978. The Physiognomic Approach, in Whittaker R.H. 1978 : 34-63.

BEGUINOT J. 2013. Suggestions méthodologiques pour l'analyse socio-écologique des communautés d'espèces. Application démonstrative aux inventaires malacologiques (Mollusques Gastéropodes continentaux). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle et des Amis du Muséum d'Autun*, 204 : 5-28.

BENECKE, W. 1918. Pflanzen und Nacktschnecken. *Flora, Festschrift t. Ernst Stahl*: 450-477.

BERG C., EWALD J., HOBOHM C. & DENGLER J. 2000. The whole and its parts: why and how to disentangle plant communities and synusiae in vegetation classification. *Applied Vegetation Sciences*, 23 : 127-135.

BETARD F. 2013. Écologie et cénotique des peuplements d'Orthoptères des landes sèches du Haut-Bocage vendéen). *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 18 : 99-118.

BETARD F. 2016. Une nouvelle synusie des prairies humides dans le Marais poitevin. Implications biogéographiques et entomocénotiques. *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 22 : 135-147.

BETARD F. 2018. Une nouvelle synusie des prairies humides dans le Marais poitevin. Implications biogéographiques et entomocénotiques. *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 23 : 135-147.

BIGOT L. & BODOT P. 1973. Contribution a l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera* II. Composition biocénotique du peuplement des Invertébrés. *Vie et Milieu*, 23 : 229-249.

BLOSZYK J. 1999. *Geograficzne i ekologiczne zró¿nicowanie zgrupowañ roztoczy z kohorty Acari, Mesostigmata w Polsce. I. Uropodina lasów gr1dowych (*Carpinion betuli*)*. Poznañ, Wydawnictwo Kontekst.

BOUDOURESQUE C.-F. 1970. Recherches sur les concepts de biocénose et de continuum au niveau des peuplements enthiques sciaphiles. *Vie et Milieu*, 21 : 103-136.

BOYCOTT A. E. 1929. The oecology of British land Mollusca, with special reference to those of ill-defined habitat. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 18 : 213–224.

BOYCOTT A.E. 1934. The habitats of land Mollusca in Britain. *Journal of Ecology*, 22 :1-38.

BOYCOTT A.E. 1936. The Habitats of Fresh-Water Mollusca in Britain, *Journal of Animal Ecology*, 5(1) : 116-186.

BRAUN J. & FURRER E. 1913. Remarques sur l'étude des groupements de plantes. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie*, 36, Montpellier.

BRAUN-BLANQUET J. 1921. Prinzipien der Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbücher der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, 57:305-351

BRAUN-BLANQUET J. 1932. *Plant Sociology*, New York & Londres, Conard & Fuller.

BRO LARSEN E. 1951. Studies on the Soil Fauna of Skallingen. *Oikos*, 3(2) : 166-192.

CAMERON R.A.D. & COOK I.M. 1989. Shell size and shape in Madeiran land snails: do niches remain unfilled? *Biological Journal of the Linnean Society*, 36 : 79-96.

CAMERON R.A.D. & POKRYSZKO M.D. 2005. Estimating the species richness and composition of land mollusc communities: problems, consequences and practical advice. *Journal of Conchology*, 38(5) : 529-547.

CAMERON R.A.D. 1987. Incomplete convergence of shell sizes and shapes in forest snail faunas from two continents: a relic of environmental history? *Malacologia*, 28 : 147-157.

CAMERON R.A.D. 2016. *Slugs and snails*. New York City, Harper Collins.

CATTEAU E., DUHAMEL F., BALIGA M.-F., BASSO F., BEDOUET F., CORNIER T., MULLIE B., MORA F., TOUSSAINT B. & VALENTIN B., 2009. *Guide des végétations des zones humides de la Région Nord-Pas de Calais.* Bailleul, Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul.

CATTEAU E., DUHAMEL F., CORNIER T., FARVACQUES C., MORA F., DELPLANQUE S., HENRY E., NICOLAZO C. & VALET J.-M., 2010. *Guide des végétations forestières et préforestières de la région Nord-Pas de Calais.* Bailleul, Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire botanique national de Bailleul.

DAJOZ R. 1970. *Précis d'écologie*. Paris, Dunod.

DANSEREAU P. 1945. Essai de corrélation sociologique entre les plantes supérieures et les poissons de la beine du Lac Saint Louis, *Revue Canadienne de Biologie*, 4(3) : 369-417.

DANSEREAU P. 1957. *Biogeography. An ecological perspective*. New York, Ronald Press.

DAVIES P. 2008. Snails. Archaeology and Landscape Changes. Barnsley, Oxbow Books.

DEFAUT B. & MORICHON D. 2010. Etude des synusies orthoptériques dans les milieux ouverts et semi-ouverts de la réserve naturelle de Conat. *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 15 : 47-96.

DEFAUT B. & MORICHON D. 2015. Étude des synusies orthoptériques dans les milieux ouverts et semi-ouverts de la réserve naturelle de Nohèdes. *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 20 : 57-143.

DEFAUT B. 1987. *Recherches cénotiques et bioclimatiques sur les orthoptères en région Ouest Paléarctique*. Thèse. Université de Toulouse.

DEFAUT B. 2009a. La pratique de l'entomocénotique. 1. Élaboration du système syntaxonomique. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques*, 14 : 77-91.

DEFAUT B. 2009b. La pratique de l'entomocénotique. 2. Application à la gestion des milieux. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques*, 14 : 93-101.

DEFAUT B. 2009c. Présentation synthétique des synusies orthoptériques de France. 1. Les synusies du bioclimat méditerranéen (*Oedipodetalia charpentierii*). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques*, 14 : 111-116.

DEFAUT B. 2009d. Présentation synthétique des synusies orthoptériques de France. 2. Les synusies du bioclimat subméditerranéen tempéré (*Chorthippetalia binotati*). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques*, 14 : 117-122.

DEFAUT B. 2009e. Présentation synthétique des synusies orthoptériques de France. 3. Les synusies subméditerranéennes alticoles des Pyrénées orientales (*Ephippigeretalia cunii*). *Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques*, 14 : 123-125.

DEFAUT B. 2010a. Présentation synthétique des synusies orthoptériques de France. 4. Les synusies du bioclimat collinéen (Roeselianetea roeselii). *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 15 : 35-38.

DEFAUT B. 2010b. Présentation synthétique des synusies orthoptériques de France. 5. Les synusies eurosibériennes boréo-montagnardes, boréo-subalpines et arctico-alpines (Chorthippetea apricarii et Podismetea pedestris). *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 15 : 39-45

DELARZE R., GONSETH Y., EGGENBERG S. & VUST M. 2015. *Guide des milieux naturels de Suisse*. Bussigny, Rossolis.

DELASSUS L. & MAGNANON S. 2014 coord. *Classification physionomique et phytosociologique des végétations de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire*. Brest, Conservatoire Botanique de Brest.

DEN-HARTOG C. 1963. The Aplexa coenosis hypnorum in Zuid-Beveland. *Basteria*, 17(3-4) : 49-63.

DICE L. R. 1952. *Natural communities*. Ann Arbor, U. of Michigan P.

DOSSO H., BIGOT L. & BODOT P. 1974. Recherches sur la zoocénose d'un milieu naturel; la pelouse à Brachypodium phoenicoides en basse Provence. *Revue Biologique Ecologique Méditerranéenne,* 1(4) : 127-138.

DROZDOWSKI A. 1968. Quantitative Untersuchungen über die Schnecken (Gastropoda) eines beholtzen Hohlwegs und eines xerothermes Hanges bei Luszkowo (Kreis Swiecie nad Wisla), (in Polish). *Fragmenta Faunistica*, 14(7) : 169-181.

DU RIETZ G.E. 1921. *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzengeographie*, Vienne, Holzhausen.

DU RIETZ G.E.1931. Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta phytogeogr. suec*., 3 : 1-95.

DUVIGNEAUD P. 1946. La variabilité des associations végétales. *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, 58 : 107-113

EBLE H. 1974. Faunistisch-ökologische Untersuchungen der Gastropodenfauna von vier Auwaldgebieten in der Umgebung von Halle (S.). *Hercynia*, 11(2/3) : 172-184.

EVANS J.G. 1972. *Land snails in Archaeology*, London, Seminar Press

FABER-LANGENDOEN D., KEELER T., MEIDINGER D, JOSSE C., WEAKLEY A., TART D., NAVARRO G., HOAGLAND B., PONOMARENKO S., FULTS G., HELMER E. 2016. Classification and description of world formation types. Fort Collins, U.S. Department of Agriculture, Forest Service.

FAVRE J. 1927. Les mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 40(3) : 171-434.

FOECKLER F. 1990. *Charakterisierung und Bewertung von Augewassern des Donaruraums Straubing durch Wassermolluskengesellschaften*. Laufen/Salzach: Bayer.

FOECKLER F., DIEPOLDER U. & DEICHNER O. 1991. Water mollusc communities and bioindication of lower Salzack foodplain. *Regulated Rivers*, 6 : 311-312.

FOUCAULT B. de 1986. *La phytosociologie sigmatiste. Une morpho-physique*, Thèse, U de Lille.

FOUCAULT B. de 2020. Éloge du paradigme synusial : alternative à la classification phytosociologique de la végétation forestière européenne, ouest-asiatique et nord-africaine. *Evaxiana*, 7 : 5-248.

FRANK C. 1975a. Molluskenassoziationen des Weizer Berglandes und der Fischbacher Alpen. *Mitteilungen der Deutschen Malakazoologischen Gesellschaft*, 3(28/29) : 212-231.

FRANK C. 1975b. Weitere Molluskenassoziationen aus verschiedenen Teilen des Grazer Beckens. *Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau*, 2(7/8) : 197 -207.

FRANK 1975c. Die Malakofauna des Grazer Schloßberges. *Mitteilungen der Deutschen Malaka-zoologischen Gesellschaft,* 3(30) : 201 - 211.

FRANK C. 1976a. Beiträge zur Ökologie und Biologie der Mollusken des Grazer Felder und seiner Randgebiete. *Mitteilungen der Deutschen Malakazoologischen Gesellschaft*, 3(30) : 255-270.

FRANK C. 1976b. Weichtiervergesellschaftungen aus den westlichen und südwestlichen Teilen der Steiermark. *Mitteilungen der Deutschen Malakazoologischen Gesellschaft*, 3(30) : 281-297.

FRANK C. 1976c. Molluskenassoziationen des Kainach- und Laßnitztales in der Südweststeiermark. *Mitteilungen der Abteilung für Zoologie am Landesmuseum Joanneum in Graz*, 5 : 1-24.

FRANK C. 1976d. Molluskenassoziationen des griechischen Festlandes*. Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau*, 2(9/11) : 255-270.

FRANK C. 1977. Mollusca (Stylommatophora): Haupt- und Subassoziation an der Ruine Gösting im Grazer Feld. *Mitteilungen der Zoologischen Gesellschaft Braunau*, 3(1/2) : 45-50.

FRANK C. 1981. Aquatische und terrestrische Molluskenassoziationen der niederösterreichischen Donau-Auengebieteund der angrenzenden Biotope. Teil I. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 7(5) : 59-93.

FRANK C. 1982. Aquatische und terrestrische Molluskenassoziationen der niederösterreichischen Donau-Auengebiete und der angrenzenden Biotope Teil II. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 8 : 95-124.

FRANK C. 1983. Aquatische und terrestrische Molluskenassoziationen der niederösterreichischen Donau-Auengebiete und der angrenzenden Biotope. Teil 3. Die Hundsheimer Berge. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 8 : 209-220.

FRANK C. 1984. Aquatische und terrestrische Molluskenassoziationen der niederösterreichischen Donau-Auengebieteund der angrenzenden Biotope. Teil IV. Das Areal des Spitzberges. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 10(1) : 29-38.

FRANK C. 1985. Aquatische und terrestrische Molluskenassoziationen der niederösterreichischen Donau-Auengebieteund der angrenzenden Biotope. Teil V. Der Rußbaeh (Marchfeld). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 11 (1) : 25-37.

FRANK C. 1986. Ein Beitrag zur Molluskenfauna Ostösterreichs: Die Gastropoden den Falkensteiner Juraklippen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, 124 : 103-114.

FRANK C. 1987 Aquatische und terrestrische Mollusken (Gastropoda et Bivalvia) aus nordost-, ost- und südostspanien sowie von der Insel Mallorca (Balearen), *Linzer biologische Beiträge*, 19(1) : 57-90.

FRANK C. 1997. Über Gastropoden-Gemeinschaften mittelsteirischer Höhlenportale. *Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum*, 10 :191-213.

FRANZ H. 1939. Grundsatzliches über Tiersoziologische aufnahmsmethoden, mit Besonderer Beruckstchtigung der Landbiotope. *Biological Reviews*, 14 : 369-397.

FRANZ H. 1943. Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Ein Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematische-naturwissenchaftliche Klasse*, 107: 1-522.

FRANZ H. 1950. Qualitative und quantitative Untersuchungs methoden in Biozonotik und Okologie. *Acta biotheorica*, 9 :101-114.

FRÖMMING E. 1956. *Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden*. Berlin, Duncker & Humblot.

GAMS H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft*, 63 : 293-493.

GASULL L. 1975. Fauna malacológica del sudeste iberíco. *Boletin de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, 20:5-155.

GERMAIN L. 1923. Les climats des temps quaternaires d'après les Mollusques terrestres et fluviatiles. *L'Anthropologie*, 33 : 301-322.

GERMAIN L. 1930. *Mollusques terrestres et aquatiques (première partie) [Faune de France 21]*. Paris, Paul Lechevalier.

GERMAIN L. 1931. *Mollusques terrestres et aquatiques (deuxième partie) [Faune de France 21]*. Paris, Paul Lechevalier.

GEYER D. 1920. Die Mollusken des Urwaldes von Bialowies. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 37(1) : 1-39.

GIACOMINI V. & SACCHI C.F. 1952. Sui rapporti fra raggruppamenti animali e vegetali nellabiocenosi. *Archivio Botanico*, 28(3) : 129-154.

GILLET F. 2000. *La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Neuchâtel, Institut de Botanique.

GILLET F., DE FOUCAULT B. & JULVE P. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46 : 315-340.

GIORDANI SOIKA A. 1944. Studi sulle olocenosi. I (Il nuovo concetto di Olocenosi nell'ecologia e nella biogeografia). *Atti del Reale Istituto veneto di scienze, lettere ed arti*, 104 : 761-770.

GIORDANI SOIKA A. 1949. Studi sulle olocenosi. III. *Bollettino della Società veneziana di storia naturale e del Museo civico di storia naturale*, 4 : 62-103.

GISIN H. 1947. Analyses et synthèses biocénotiques. *Archives des sciences physiques et naturelles*, 29 : 42-75

GISIN H. 1951. La Biocénotique, in AAVV 1951 : 1-8.

GISIN H. 1964. Synthetische Theorie der Systematik. *Zeitschrift fur zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 2 : 1-17

GLEASON H. A. Is the Synusia an Association? *Ecology*, 17(3) : 444-451.

GRANAI S. 2016. Les données malacologiques en contexte archéologique. Quelle méthode d'analyse et quels résultats ? *Les Nouvelles de l'Archéologie*, 142 : 9-13.

GRASSE P.-P. 1951. Biocénotique et phénomène social, in AAVV 1951 : 73-80.

GROSSU A. V., 1972. Asociaţiile de gasteropode din zona Porţilor de Fier (Defileul Dunării laCazane - Orşova). *Studii şi Cercetări de Biologie*, 24(4) : 293-298.

GROSSU A.V. 1973. Carasteristica şi associatiile de moluste din sudul Moldovei. *Studii si comunicări*, 6 :7-14

GROSSU A.V. 1974. Caracteristica şi associatiile de gasteropode din Banatîn diferitele ecosisteme. *"Tibiscus" – Centenar Muzeul Bănătean Timişoara* : 95-106.

GUINOCHET M. 1973. *Phytosociologie*. Paris, Masson.

HADAC E. 1967. On the Highest Units in the System of Plant Communities. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 2: 429-432.

HAGEN B. 1952. Die bestimmenden Umweltsbedingungen für die Weichtierwelt eines süddeutschen Flussufer-Kiefern waldes (Mollusca terrestria in *Pineto-ericae*). *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München*, 2 : 161-276.

HALLE F. 1999. *Éloge de la plante*. Paris, Le Seuil.

HÄSSLEIN L. 1938. Weichtiergesellschaften im bayrischen Waldgebirge. *Archiv für Molluskenkunde*, 70(5/6) : 240-247.

HÄSSLEIN L. 1939. Weichtiergesellschaften des Stepperger Donaudurchbruches, ein Beitrag zur Fauna der südlichen Altmülalb. *Archiv für Molluskenkunde*, 71 (2/3) : 101-114.

HÄSSLEIN L. 1948. Molluskengesellschaften alpiner Rasen im Allgäu. *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft* Augsburg, 1 : 100-111.

HÄSSLEIN L. 1960. Weichtierfauna der Landschaften an der Pegnitz. Ein Beitrag zur Okologie und Soziologie niederer Tiere. *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg*, 29(2):1-158.

HÄSSLEIN L. 1966. Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anligenden Donautales. *Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*, 20: 1-176.

HENRY C., SELOSSE M.-A., RICHARD F., RAMANANKIERANA H. & DUCOUSSO M. 2014. Comprendre la dynamique des communautés mycorhiziennes lors des successions végétales. Première partie : méthodes d'étude, caractérisations et fonctionnement (revue bibliographique). *Revue Forestière Fra,çaise*, 66(2) : 125-150.

HILBERT R. 1908. Die Molluskenfauna des Kreises Sensburg in Lebensgenossenschaften. *Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft*, 40 : 110 – 120.

HILBERT R. 1909. Die Molluskenfauna des Nordsamländischen Küstengebiets in Labensgenossenschaften. *Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft*, 41 : 35-44.

HUET M. 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrologie* 11: 332–351.

ILLIES J. & BOTOSANEANU L. 1963. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *SIL Communications*, 12(1) : 1-57.

JULVE P. 2005. Catminat. Basemol.
http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/synusiesmollusquesterrestres.xls

JULVE P. 2010. Les synusies d'oiseaux en France : approche méthodologique et relations avec les communautés végétales. Actes du colloque de Velaines-en-Haye 2008, non publié.

JUNGBLUTH J.H. & DANNAPFEL K.H., 1975. *Die Molluskenfauna des Vogelsberges unter Besonderer Berücksichtigung Biogeographischer Aspekte. Die Wassermollusken des Einzugsgebietes der Nahe*. La Hague, Verlag DR. W. Junk B.V.

JUNGBLUTH J.H. 1978. *Der Tiergeographische Beitrag Zur Ökologischen Landschaft-sforschung. Malakozoologische Beispiele zur Naturräumlichen Gliederung*. La Hague, Verlag DR. W. Junk B.V.

JURICKOVA L., HORSAK M., HORACKOVA J. & LOZEK V. 2014. *Ecological groups of snails*, poster for 7th European Malacological Congress, 7–11 September, Cambridge.
<https://www.researchgate.net/publication/306346867_Ecological_groups_of_snails_-_use_and_perspectives>

JURICKOVA L., HORSAK M., HORACKOVA J., ABRAHAM V. & LOZEK V. 2014. Patterns of land-snail succession in Central Europe over the last 15,000 years: Main changes along environmental, spatial and temporal gradients. *Quaternary Science Reviews*, 93 : 155-166.

KERNEY M.P., CAMERON R.A.D. & BERTRAND A. 1999. *Guide des escargots et limaces d'Europe*, Paris-Lausanne, Delachaux et Niestlé.

KLUGH A. B. 1923. A Common System of Classification for Plant and Animal Ecology. *Ecology*, 4 :367-377.

KOFLER A. 1965. Zur Faunistik, Ökologie und Cönotik Ostiroler Landschnecken. *Archiv für Molluskenkunde*, 94(5/6) : 183-243.

KOFLER A. 1967. Die natürlichen Landschneckencönosen im Grossvenedigergebiet Osttirols. ~~Ber.~~ *Berichte des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*, 55 : 125-138.

KONTKANEN P. 1950a. Quantitative and seasonal studies on the leafhopper fauna of the field stratum on open areas in North Karelia. *Annales Zoologici,* 13(8) : 1-91.

KONTKANEN P. 1950b. Sur les diverses méthodes de groupement des récoltes dans la biocénotique animale. *Vie et Milieu*, 1 : 121-130.

KÖRNING G 1999. Landgastropoden-Gemeinschaften im Thüringer Wald (Mollusca, Gastropoda). *Thüringer Faunistische Abhandlungen*, 6 : 35-49.

KÖRNING G. 1966. Die Molluskengesellschaften des mittel deutschen Hägellandes. ~~*Malak.*~~ *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 2(1) : 1-112.

KÖRNING G. 1985. Die Landgastropodengesellschaften des Unterharzes. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 11(7) : 57-85.

KÖRNING G. 1988. Die Landschneckenfauna Mecklenburgs (Gastropoda). Teil I: Zielstellung, Landschaft und Klima, Vegetation, Verzeichnis der Landschneckenarten mit ihren Fundorten. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 13(8) : 63-81.

KÖRNING G. 1989. Die Landschneckenfauna Mecklenburgs (Gastropoda, Stylommatophora). Teil II: Malakozönosen, Diskussion der Ergebnisse). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 14(15) : 125-154.

KÜHNELT W. 1943. Ober die Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellsehaften. *Biologia Gen.*, 17: 566-593.

KÜHNELT W. 1950. *Bodenbiologie, mit besonderer Berfieksichtigung der Tierwelt*. Vienne, Herold.

KÜHNELT W. 1951a. Sur la structure des associations biotiques terrestres. in AAVV 1951 : 117-127.

KÜHNELT W. 1951b. Ober die Struktur der Lebensgemeinsehaften des Festlandes. *Zool.-Bot. Gesell. Wien*, 92 : 56-66.

KÜHNELT W. 1953. Ein Beitrag zur Kenntnis tieriseher Lebensformen (Lebensformen in Beziehung zur meehanischen Besehaffenheit des Aufenthaltsortes). *Zool.-Bot. Gesell. Wien*, 93 : 57-71.

KÜHNELT W. 1954. Betrachtungen zum gegenwärtigen Stand in der Biozönotik. *Acta ZooBot Austria*, 94 : 29-39.

LECOINTE G. & LE GUYADER H. 2001. Classification phylogénétique du vivant, Paris, Belin.

LEGROS B., ICHTER J., CELLIER P., HOUARD X., LOUBOUTIN B., PONCET L., PUISSAUVE R. & TOUROULT J. 2016. *Caractérisation des relations Espèce-Habitat naturel et gestion de l'information. Guide méthodologique*. Paris, Muséum national d'Histoire naturelle.

LIPPMAA Y. 1939. The unistratal concept of plant communities (the Unions), *American Midland Naturalis* 21(1) : 111-145.

LISICKY M.J. 1991. *Mollusca Slovenska*. Bratislava, VEDA.

LOCKWOOD J. A. 2011. The Ontology of Biological Groups: Do Grasshoppers Form Assemblages, Communities, Guilds, Populations, or Something Else? *Psyche: A Journal of Entomology*, en ligne : https://www.hindawi.com/journals/psyche/2011/501983/

LOZEK V. 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ustredniho ustuvu geologicke*, 31 : 1–374.

LOZEK V. 1986. Mollusca Analysis, in B.E. Berglund (éd.), *Handbook of Holocene Paleoecology and Paleohydrology*. London, Wiley : 729-740

MARCUS B. 1972. Die terrestrischen Gastropoden eines Bruchwaldes in der montanen Region des Naturparks Hoher Vogelsberg. Staatsexamensarbeit Giessen.

MATTHEY W. 1971. *Écologie des insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura.* Thèse, U. de Neuchâtel.

MEDDOUR R. 2011. *La méthode phytosociologique Braun-Blanqueto-Tüxenienne*. Tizi-Ouzou, U. de Tizi Ouzou.

MILLER, A.H. 1951. An analysis of the distribution of the birds of California. *Univ. California Publ. Zool.,* 50 : 531-644.

MOLINIER Roger & VIGNES Pierre 1971. *Ecologie et biocénotique*. Paris-Lausanne, Delachaux & Niestlé.

MOLINIER Roger 1960a. L'étude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, 9(3) : 121-192

MOLINIER Roger 1960b. L'étude des biocénoses marines du Cap Corse. *Vegetatio*, 9(4-5) : 217-312.

MÖRZER BRUYNS M.F. 1947 [1950]. *On biotic communities*. Montpellier, Station Internationale Géobotanique Méditerranéenne et Alpine.

MÖRZER BRUYNS M.F., REGTEREN ALTENA C.O. van & BUTOT L.J.M. 1959. The Netherlands as an environment for land molluscs. *Basteria* 23, supplements :132-164.

MOUTHON J. 1981. Typologie des mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socioécologiques. *Annales de Limnologie*, 17(2) : 143–162.

MOUTHON J. 1989. Analyse de la distribution des malacocénoses de 23 lacs français, *Annales de Limnologie*, 25(3) : 205-213.

MOUTHON J. 1999. Longitudinal organisation of the mollusc species in a theoretical French river. *Hydrobiologia*, 390 : 117–128.

ØKLAND F. 1929. Methodik einer quantitativen Untersuchung der Landschneckenfauna. *Archiv für Molluskenkunde,* 61 : 121-136.

ØKLAND F. 1930. Quantitative Untersuchungen der Landschneckenfauna Norwegens I. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 16 : 748-804.

ØKLAND F. 1966. Tiergeographie-Okologie. *Biologisches Zentralblatt*, 75 : 83-85.

PALMGREN P. 1928. Zur Synthese pflanzen- und tierokoloigischer Untersuchungen. *Acta Zool. Fenn.*, 6 : 1-51.

PALMGREN P. 1930: Quantitative Untersuchungen uber die Vogelfauna in den Waldern Südfinnlands. *Acta Zoologica Fennica,* 7 : 1-218

PASSARGE H. 1966. Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. *Feddes Repertorium*, 73(3) : 226-235.

PASSARGE H. 1981. Gedanken zur Biozönoseforschung. *Tuexenia*, 1 : 243-247.

PASSARGE H. 1982. Phyto- und Zoozönosen am Beispiel mausartiger Kleinsäuger. *Tuexenia*, 2 : 257-286.

PASSARGE H. 1984. Vegetationsabhängige Ornicoenosen märkischer Kiefernkulturen. *Tuexenia*, 4 : 279-292.

PASSARGE H. 1986. Phyto- und Avicoenosen in Eichenwäldern bei Genthin/Elbhavelland. *Tuexenia*, 6 : 335-354.

PERES J.-M. & PICARD, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Maritime d'Endoume,* 47(31) : 1-137.

PIGNATTI S. & SACCHI C.F. 1953. Popolamenti malacologici ed associazioni vegetali sul litorale veneto. *Archivio Botanico*, 29 : 1-24.

PONDER W.F., LINDBERG D.R. & PONDER J.M. 2019. *Biology and Evolution of the Mollusca, vol 1*. Boca Raton, CRC Press

PONDER W.F., LINDBERG D.R. & PONDER J.M. 2020. *Biology and Evolution of the Mollusca, vol 2*. Boca Raton, CRC Press

POORE M.E.D. 1956. The use of phytosociological methods in ecological investigations: IV. General discussion of phytosociological problems. *Journal of ecology*, 44(1), 28-50.

POORE M.E.D. 1962. The method of successive approximation in descriptive ecology. *Advances in ecological research*, 1 :35-68.

PUISSANT S. & DEFAUT B. 2006. Les synusies de cigales en France (Hemiptera, Cicadidae) en France. Premières données. *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 11 : 115-129.

PUISSEGUR J.-J. 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques ; rapports avec d'autres faunes boréales de France. Dijon Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon, 3.

QUEZEL P. & VERDIER P. 1953. Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables a l'etude des groupements animaux ? Quelques associations ripicoles de carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio Acta Geobotanica*, 4 :165-181.

RABELER W. & TÜXEN R. 1955. Tiersoziologische Kritik am pflanzensoziologischen System Florist. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 5 :198-201.

RABELER W. 1937. Die planmäßige Untersuchung der Soziologie, Ökologie und Geographie der heimischen Tiere, besonders der land- und forstwirtschaftlich wichtigen Arten. *Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft Hannover*, 81-87 : 236-247.

RABELER W. 1951. Systematik der Vogelgemeinschaften im Hinblick auf Bioziönotik und Pflanzensoziologie. *Ornithologische Abhandlungen*, 9 : 3-10.

RABELER W. 1952. Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (*Querco-Fagetea*) im oberen und mittleren Wesergebiet. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 9 : 200-229.

RABELER W. 1953. Die Tiergesellschaft eines nitrophilen Kriechrasens in Nordwestdeutschland. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 4 : 166-171.

RABELER W. 1955. Zur Ökologie und Systematik yon Heuschreckenbesinden nordwestdeutscher Pflanzengesellschaften. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 5 : 184-192.

RABELER W. 1957. Die Tiergesellschaft eines Eichen-Birken waldes im nordwestdeutschen Altmoränengebiet. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 6/7 : 297-319.

RABELER W. 1960. Biozönotik auf Grundlage der Pflanzengesellschaften - Arbeiten aus der Bundesanstalt für Vegetationskartierung. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 8 : 311-332.

RAUNKIÆR C 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography, being the collected papers of C. Raunkiær*, Clarendon, Oxford U. P.

RAUNKIÆR C. 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Oversigt over det Kongelige Danske videnskabernes selskabs forhandlinger*, 5 : 1-91.

REMANE A. 1943. Die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie. *Biologia generalis*, 17 : 164-183.

RIOUX J.-A. 1958. De quelques concepts en biocénotique. *Service de la Carte Phytogéogéographique,* bulletin série B : 127-150.

ROUSSEAU D.-D. & PUISSEGUR J.-J. 1999. Climatic interpretation of terrestrial malacofaunas of the last interglacial in southeastern France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151 : 321-336.

SACCHI C.F. 1953c. Sur la faune de Mollusques terrestres du jardin du Laboratoire Arago. *Vie et Milieu*, 4 : 559-561.

SACCHI C.F. 1954b. Schizzo delle malacocenosi terrestri sul litorale garganico. *Annuario dell'Istituto a Museo di Zoologia dell'Università di Napoli*, 6(1) : 1-35.

SACCHI C.F. 1954c. Contribution à l'étude du littoral méditerranéen français. Relations entre les groupements malacologiques terrestres et les conditions biogéographiques et biohistoriques des étangs roussillonnais. *Vie et Milieu*, 5 : 529-564.

SACCHI C.F. & NOS R. 1958. Quelques distributions intéressantes des Mollusques terrestres ibériques. *Publicaciones del Instituto de Biologia Aplicada de Barcelona*, 27 : 89-95.

SACCHI C.F. 1951. Ricerche malacologiche sul litorale adriatico. *Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano,* 90 : 251-260.

SACCHI C.F. 1952a. Les groupements de mollusques terrestres sur le littoral italien. *Vie et Milieu*, 3(4) : 431-435.

SACCHI C.F. 1952b. Raggruppamenti di Molluschi terrestri sul litorale italiano. Considerazioni e ricerche introduttive. *Bollettino della Società veneziana di storia naturale e del Museo civico di storia naturale*, 6 : 99-158.

SACCHI C.F. 1953a. Popolamenti litorali di Molluschi terrestri sul medio Adriatico italiano. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, (2)3 : 25-52.

SACCHI C.F. 1953b. Ecologia dei popolamenti di Molluschi psammicoli a Cuma (dune del Fusaro e di Licola). *Archivio Zoologico Italiano*, 38 : 195-244.

SACCHI C.F. 1953d. Les groupements de Mollusques terrestres sur le littoral adriatique d'Italie. Aperçu synthétique. *Vie et Milieu*, 4 : 423-450.

SACCHI C.F. 1954a. Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. II. Cenni biogeografici sulla malacofauna di Iviza (Pitiuse). *Bollettino di zoologia*, 21 : 1-40.

SACCHI C.F. 1956. Sulla malacofauna terrestre di Pantelleria. *Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano*, 95 : 33-44.

SACCHI C.F. 1957. Lineamenti biogeografici délia Spagna méditerranea su basi malacofaunistiche. *Publ. Inst. Biol. Aplicada*, 25 : 5-48.

SACCHI C.F. 1958. Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee. VIII Dati microsistematici di Polmonati terrestri e considerazioni biogeografiche sulle Baleari orientali. *Publicaciones del Instituto de Biologia Aplicada de Barcelona*, 27 : 147-163.

SCHAMP B., HORSAK M. & HAJEK M. 2010. Deterministic assembly of land snail communities according to species size and diet. *Journal of Animal Ecology*, 79: 803-810.

SCHILTHUIZEN, M., LIEW, T.-S., ELAHAN, B.B. AND LACKMAN-ANCRENAZ, I. 2005. Effects of Karst Forest Degradation on Pulmonate and Prosobranch Land Snail Communities in Sabah, Malaysian Borneo. *Conservation Biology*, 19: 949-954.

SCHMID G. 1966. Mollusken aus dem Schwenninger Moos. Das Schwenninger Moos. *Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württenberg,* 5 : 332-362.

SCHWENKE W 1953. Biozönotik und angewandte Entomologie. Beiträge zur Entomologie, 3 : 86-162.

SPARKS B.W. 1961. The ecological interpretation of quaternary non-marine mollusca. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 172 :71-80.

STALLAGGER P. & DEFAUT P. 2007. Étude des peuplements d'orthoptères des prairies de fauche de la basse-vallée de la Risle, avec description d'une synusie normande (Parc Naturel Régional des Boucles de la Seine Normande, Eure). *Matériaux orthoptériques et entomocénotiques*, 12 : 89-103.

ŠTAMOL V. 1991. Coenological study of snails (Mollusca: Gastropoda) in forest phytocoenoses of Medvednica montain (NW Croatia, Yugoslavia). *Vegetatio*, 95 : 33-54.

STRENZKE K. 1949. Die biozönotischen Grundlagen der Bodenzoologie. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 45 : 245-262.

STRENZKE K. 1950. Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. *Archiv für Hydrobiologie*, 18(suppl.) : 207-414.

STRENZKE K. 1951. Die Biozönotik der Oribatiden norddeutscher Böden. *Naturwissenschaften*, 38 : 284-285.

STRENZKE K. 1952. Untersuchungen fiber die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatideu und ihre Synusien in den Bfden Norddeutschlands. *Zoologica*, 37(104) : 1-173.

SUKACHEV V.N. 1964. Concepts de base de biogéocénologie forestière, in *Les fondements de la biogéocénologie forestière*. Moscow, Nauka : 5-49.

SZELENYI G. 1955. Versuch einer Kategorisierung der Zoozönosen. *Beiträge zur Entomologie*, 5(1/2) : 18-35.

TERRISSE, J. 2012 dir. *Guide des habitats naturels du Poitou-Charentes*. Fontaine-le-Comte, Poitou-Charentes Nature.

THIELE H. U. 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen waldtypen des Niederbergischen Landes. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 39(3) : 316-367.

TISCHLER W 1976. *Einführung in die Ökologie*, Stuttgart, Fischer.

TISCHLER W. 1949. Grundzuge der terrestrischen Tierokologie. Wiesbaden, Vieweg/Teubner.

TISCHLER W. 1950. Kritische Untersuchungen und Betrachtungen zur Biozonotik. *Biologisches Zentralblatt,* 69(1-2) : 33-43.

TISCHLER W. 1951a. Zur Synthese biozönotischer Forschung. *Acta Biotheoretica* 9 : 135-162.

TISCHLER W. 1951b. Der biozönotische Konnex. *Biologisches Zentralblatt*, 70 : 517-523.

TÜXEN R. 1966 (éd.). *Biosoziologie*, La Hague, Junk.

VAN DER MAAREL 1966. Beziehungen Zwischen Pflanzen-Gesellscfaften und Molluskenfauna, in TÜXEN R. (éd) : 184-198.

VAN HEERDT P.F. & KRAMER K.U. 1952. Observations biocénotiques dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes près de Saint-Cyprien (Pyrénées-Orientales. *Vie et Milieu*, 3(4) : 349-364.

VERNEAUX J. 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie.* Thèse, U. de Besançon.

VERNEAUX J. 1980. Fondements biologiques et écologiques de la qualité des eaux continentales. Principales méthodes biologiques, in P. Pesson *et al.* (éd.). *La pollution des eaux continentales.* Paris, Bordas : 289-345.

VILLAR E.H. del 1929. *Geobotánica*. Barcelone/Buenos Aires, Labor.

VILLARET J.-C., VAN ES J., SANZ T., PACHE G., LEGLAND T., MIKOLAJCZAK A., ABDULHAK S., GARRAUD L. & LAMBEY B. 2019. *Guide des habitats naturels et semi-naturels des Alpes*. Turriers/Gap, Naturalia/Conservatoire Botanique National Alpin.

VINCENT B. & CATTEAU E. 2021. Sciences naturelles = sciences humaines ? Rééquilibrer les sciences naturelles. *Carnets Botaniques,* 71 : 1-13.

VINCENT B. 2015. Suivi des populations de *Vertigo angustior* et *Vertigo moulinsiana* (Annexes II de la Directive Habitats), année III, sur la ZSC FR1100799 "Haute-Vallée de l'Essonne" pour le Parc naturel régional du Gâtinais français. Rapport d'étude.

VINCENT B. 2021a. *Cap au seuil. Journal d'écologie critique.* <http://www.amboilati.org/dehors/cap-au-seuil>

VINCENT B. 2021b. What have become of our cenosis ? For a renewed cenology. *Plant Sociology*, 58(2) : 29-40.

WEBB D.A. 1954. Is a classification of plant communities either possible or desirable? *Botanisk Tidsskrift*, 51 : 362-370.

WERGER M. J.A. 1974. The place of the Zürich-Montpellier method in vegetation science. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 9(1) : 99-109.

WELTER-SCHULTES F. W. 2012. *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Göttingen, Planet Poster Editions.

WHITTAKER 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs*. 22 : 1-44.

WHITTAKER R.H. 1978 (éd). *Classification of plant communities*. La Hague, Junk.

WHITTAKER R.H.1962. Classification of natural communities. *Bot. Rev.* 28 : 1-239.

WHITTAKER R.H.1970. *Communities and Ecosystems*. New York, Macmillan.

WILMANNS O. 1987. Zur Verbindung von Pflanzensoziologie und Zoologie in der Biozönologie. *Tuexenia*, 7: 3-12.

WILSON D.S. 1975. The adequacy of body size as a niche difference. *American Naturalist*, 109 : 769–784.

ZEISSLER H. 1957. Die rezenten Schneckenfaunen der west thüringischen Zechsteindolomit-Berge. *Archiv für Molluskenkunde*, 86(4/6) : 151-165.

ZEISSLER H. 1959. Die Schnecken des Waldes von Buchfart (Kreis Weimar). *Archiv für Molluskenkunde*, 88(4/6) : 171-182.

ZEISSLER H. 1962. Die Schnecken der Steingräben westlich Möhlhausen in Thöringen. *Archiv für Molluskenkunde*, 91(1/3) : 25-38.

Annexe – Note synthétique pour l'établissement et l'analyse d'un relevé

Voici une présentation synthétique de la méthode de relevé. On se rappellera avant toute chose les prescriptions de WEBB (1954) et POORE (1962). Les méthodes de relevés (dont les principales méthodes sont la "pêche au filet", la recherche à vue, le battage de la végétation, le prélèvement de litière pour analyse) sont synthétisées par CAMERON & POKRYSZKO (2005) ; les méthodes de phytosociologie sont très bien présentées par MEDDOUR 2011.

I. Établissement du relevé

1. Choix du site
Le site doit bien évidemment être homogène, aussi bien en termes de nature du sol et du substrat, que de climat, d'altitude, éventuellement de pente et d'exposition. Il apparaît donc relativement logique de travailler au sein d'une même phytocénose. Celle-ci peut être fragmentée : si ces conditions sont réunies, il n'y a pas de contre-indication à visiter plusieurs sites homogènes jusqu'à atteindre le volume minimal.
Il s'agit par la suite de repérer les micro-habitats, ce qui n'est pas une mince affaire (puisque nous n'en avons pas de typologie exhaustive). Néanmoins peut-on synthétiser les éléments suivants de l'expérience comme de la littérature (tableau 1).
Chaque recherche peut être effectuée pour chaque microhabitat, avec la prospection adaptée.

Bioèce	Microhabitat							Type de prospection privilégiée
	Sources	'Roche'	Litière	'Pierres'	Mousses	Végétaux	Troncs	
Eaux stagnantes				+		++		P Y
Eaux courantes	+++			+		++		P Y
Grottes		+++						Y
Dalles et parois				+++	++			Y
Pelouses et prairies			+++			++		Y V L
Roselières			+++		+	+++		Y V L
Landes			+++	++	++	+++	+	Y V L
Forêts			+++	+++	+++	+++	+++	Y V L
Type de prospection privilégiée	Y P	Y P	L	Y	Y L	Y V	Y L	

Tableau 1 Exemples de typologie des microhabitats et méthodologie associée
P = pêche ; Y = prospection à vue ; V = analyse de végétation ; L = analyse de litière

2. Aire minimale ou volume minimal ?
Le premier problème qui se pose à nous concerne la "méthode d'échantillonnage" (au sens de la statistique) : traditionnellement, les "relevés" malacocénotiques s'entrecroisent selon le type recherché ; mais toutes ces méthodes doivent sinon refléter au mieux le ratio du relevé au regard de l'habitat considéré (entreprise qui me paraît extrêmement difficile), du moins rendre compte de la diversité des espèces et de leur "représentativité", si l'on me permet ce terme.

Se pose alors la question de la juste mesure : combien de "terrain" dois-je ratisser ? Ici les opinions divergent, comme on peut l'imaginer, mais l'expérience a sélectionné des valeurs plus ou moins fixes — sinon officielles. ANT (1969 : 375-377), par exemple expose les aires minimales de relevés au regard de la taille de la coquille, et il en définit cinq, auxquelles il adjoint un nombre de placettes à inventorier (à vue + litière) (tableau 2).

Taille	Quadrat (25x25)	Surface (m2)
Helix-Größe	64	4
Cepaea-Größe	32	2
Aegopinella-Größe	16	1
Discus-Größe	8	0,5
Vertigo-Größe	4	0,25

Tableau 2 Détermination des aires minimales (d'après ANT 1969)

Étant donné que, selon la distinction classique faite par HALLE (1999), à savoir que les êtres végétaux sont assimilables à des surfaces, et les êtres animaux à des volumes, et comme il s'agit de recueillir, au niveau de ces quadrats, une certaine épaisseur de litière, il est plus juste de parler de « volume minimal ». On ne peut donner, à titre indicatif, que des mesures classiques, d'un volume minimal égal en vérité à un échantillon de volume de litière sur une aire minimale donnée, en simplifiant la typologie de Ant : sur une aire quelconque, si l'on considère que l'observation de 64 placettes d'une surface équivalente à 25cm2, soit 4m2, permet de mettre à jour les espèces de la taille des Helix, alors cette valeur (notées v) représente nos surface et volume maximaux !
Pour les espèces millimétriques (*Vertigo- & Discus-Größe*), des prélèvements de litière de 8v seraient suffisants : cette surface, prélevée sur environ cinq centimètres (comme le préconise PUISSEGUR 1976) représente un volume de 8 * (0,25*0,25*0,5) cm^3, soit 25 l, ce qui me paraît largement excessif (même sans doute un peu moins du fait de la texture de la litière). (D'expérience – c'est un chiffrage arbitraire, comme tous les chiffrages d'échantillonnage – un peu plus du quart est suffisant, à savoir 8 l, en un milieu homogène : ce prélèvement, associé à une lecture fine du paysage pour un total de 4m2, devrait permettre d'obtenir une bonne synthèse de l'état des lieux.)
Néanmoins, je pense qu'il est illusoire de pouvoir fixer des quantités *a priori*, qui dépendent encore non seulement de l'habitat, mais de la nature du substrat (minéral, végétal), de sa structure, etc.
À noter que PASSARGE (1981, oiseaux) avait de son côté suggéré de ne tenir compte que du comptage à vue des individus, méthode que l'on peut ne transposer qu'aux espèces centimétriques.
Quant au botaniste Amiet, qui s'est d'abord intéressé aux cénoses de coléoptères, il indique :

> Le prélèvement ne porte plus sur une certaine surface mais sur un nombre déterminé d'individus. Cela exclut évidemment toute indication de biomasse ou de densité des individus, mais permet de connaître —ce qui est essentiel pour la description des entomocénoses — le « spectre spécifique » du peuplement ; de plus, les résultats sont directement comparables.
> La technique de récolte, en elle-même, ne diffère pas de la pratique entomologique courante (soulevage des pierres et des troncs, grattage des mousses, ratissage des feuilles mortes…) à cela près que tous les Insectes terricoles rencontrés sont capturés et comptés au fur et à mesure de leu r capture, ce qui, avec un peu d'entraînement, ne présente aucune difficulté.
> Des prélèvements portant sur un plus grand nombre d'individus seraient certes plus significatifs, mais il faut tenir compte du fait que la réalisation d'un relevé, si elle demande parfois une heure à peine, en exige plus souvent 4 ou 5, et ce la dans des conditions quelquefois pénibles. Je ne cacherai pas, aussi, qu'il s'agit la plupart du temps d'une tâche absolument fastidieuse. (AMIET 1967 : 147-148).

2. Le relevé et l'édification du tableau
Le relevé est le point d'aboutissement de la mesure d'échantillonnage, et le point de départ de l'analyse biocénotique. Un relevé est l'analyse des espèces sur un espace donné (surfacique ou volumique) et le décompte des individus de ces espèces.
Un relevé présente toutes les données écologiques utiles possibles : surface/volume minimal(e), pente et exposition, hauteur de végétation, ombrage, hauteur de l'eau, habitat (au sens de la phytosociologie : l'alliance est le rang le plus pratique), et microhabitat (si possible).
À ce propos, Defaut indique :

> Les stations où sont effectués les relevés [orthoptériques] doivent être aussi homogènes que possible en ce qui concerne les paramètres stationnels :
> - altitudes extrêmes (dénivelé inférieur à 200 m),
> - nature du substrat (considérée surtout du point de vue de la perméabilité),
> - orientations topographiques (amplitude inférieure à 60°, de préférence),

- pentes topographiques (amplitude inférieure à 15°),
- recouvrements des différentes strates végétales (amplitude inférieure à 20% pour une même strate),
- humidité édaphique (repérage dans une classification comportant au moins 3 termes : humide, mésoïque, xérique). (DEFAUT 2010a : 78)

Chacun groupe animal aura ses facteurs préférentiels, c'est évident, mais il importe de repérer ces « paramètres stationnels » ; sans entrer ici dans les détails, les principaux paramètres concernant les mollusques semblent être : l'humidité édaphique, l'ombrage, et la nature du support (VINCENT 2015).
On effectue un relevé pour chaque type biologique, à savoir a minima : millimétriques herbivores, millimétriques carnivores, centimétriques herbivores, centimétriques carnivores, prosobranches.
Les relevés sont regroupés dans un tableau brut : chaque colonne est un relevé, chaque ligne correspond à une espèce, et à leur intersection le coefficient d'abondance (noté en chiffres arabes).
Concernant les mollusques, plusieurs méthodes ont été proposées. Les coefficients de ANT (1969) peuvent être adoptés :

- Abondance (A) + = 1i ; 1 = 2-5i ; 2=6-10i ; 3 = 11-20i ; 4 = 21-50i ; 5 = +50i

Mörzer-Bruijns (1950) indique que « what is called sociability in plants, is called aggregation in animals. ». Il distingue 5 degrés :

- Aggrégation (G) 1 = solitary individuals ; 2 = individuals living in groups of 2-5 ; 3 = individualsliving in groups of 5-25 ; 4 = individuals living in groups of 25-100 ; 5 = individuals living in groups of 100 and more.

Il ajoute également un degré de vitalité :

- Vitalité (V) 0 = the individuals are all dead ; 1 = the individuals are unable to maintain themselves in the biotope ; 2 = the individuals can maintain themselves, but thev are not in the best condition and they are-unable to multiply ; 3 = like 2, but the individuals do multiply; 4 = the individuals are regularly present and vigorously developed, but do not multiply ; 5 = the individuals are numerous and vigorous, and multiply normally.

ainsi que la phénologie :

- Phénologie (P) 0 = ovum or egg ; i = juvenile or larva ; p = pupa or chrysalis ; a = adult or imago.

Sacchi, lui, pense que « la mobilité des animaux par rapport aux végétaux rend très souvent inutile la notation du nombre précis des individus recueillis dans l'unité de surface ; il est préférable d'avoir recours à une échelle conventionnelle de densité (nombre d'individus par mètre carré) » (1952). Son échelle est alors :

- Densité (D) + = individus isolés et rares (moins qu'un i/m2 : individus très clairsemés sur la surface du milieu que l'on considère) ; 1 = 1-2 i/m2 ; 2= 3-5 i/m2 ; 3 = 6-10 i/m2 ; 4 = 11-50 ; 5 = > 50.

Cette dernière formule paraît plus logique, mais l'essentiel est d'adopter un système unique et bien défini.
Notons que, dans le même ordre d'idée, Jean-Louis Amiet est encore plus décisif :

Comme l'association est définie essentiellement par une certaine combinaison d'espèces, donc sur des bases qualitatives, il n'est pas nécessaire que les prélèvements soient quantitatifs. (AMIET 1967 : 145)

Emmanuel Catteau ajoute même que nous pourrions maintenant « proposer des coefficients qui n'intègrent pas le décompte du nombre d'individus. Pour une raison simple : nous admettons qu'il n'y a pas d'aire normalisée de relevé, donc nous pouvons étendre le relevé autant que nous le souhaitons à condition de rester homogène. Si nous étendons le relevé, le nombre d'individus augmente mécaniquement. » (Catteau, *comm. pers.*)
Amiet poursuit :

Les données numériques sont néanmoins précieuses: elles complètent utilement la description d'un groupement, en permettant de montrer, par exemple, quelles sont les espèces dominantes. De plus, elles peuvent toujours être utilisées dans un but autoécologique. (*ibid.*)

Ainsi, une colonne supplémentaire, dite « romaine », présente pour chaque espèce (à chaque ligne donc) un coefficient de fréquence (noté en chiffres romains) qui représente simplement le pourcentage de présence de l'espèce dans un ensemble de relevés :

- Fréquence (F) r = < 6 ; + = 6-10 ; I = 11 à 20 ; II = 21 à 40 ; III = 41 à 60 ; IV = 61 à 80 ; V > 81

On procède alors à divers déplacements itératifs des colonnes et des lignes du tableau brut, de manière à rapprocher les relevés qui se ressemblent le plus et à regrouper les espèces par affinité (les espèces à fréquence moyenne méritant plus d'attention ; on néglige généralement les espèces les plus fréquentes (fréquence supérieure à 90 %) et les moins fréquentes (F < 10 %). On obtient ainsi un tableau différentiel, en concentrant notre attention sur les espèces de fréquence : on est alors en mesure de réaliser un tableau homotone (qui ne peut être scindé en plus petites unités), permet également de montrer l'éventuel lien entre les groupes dégagés précédemment.
Quand on accumule plusieurs tableaux consolidés de la sorte, on peut tenter d'évaluer la « fidélité » de telle espèce à telle cénose. Certains cénologues, notamment faunistes, accordent ainsi une importance considérable à la constance d'une espèce, tels que définis d'abord par SCHMID (1966) ou HÄßLEIN (1966). Ainsi BLOSCIK (1999) a décrit deux coefficients, de dominance et de constance tels que :

- Dominance (D) D5 : eudominants D>30.0% ; D4 : dominants D=15.1-30.0%; D3 : subdominants D=7.1-15.0% ; D2 : recedents D=30-7.0% ; D1 : subrecedents D< 3%
- Constance (C) C5 : euconstants C> 50% ; C4 : constants C=30.1-50.0% ; C3 : subconstants C=15.1-30.0% ; C2 : accessory species C=5.0-15.0% ; C1 : accidental species C< 5.0%

Il n'est pas certain que ces coefficients apportent une information écologique capitale, mais il convient de noter qu'ils sont utilisés par plusieurs chercheurs : les espèces caractéristiques, en revanche, distinguées par leur fidélité, permettent de définir et de comparer entre elles les cénoses.

> Comme nous l'avons déjà indiqué, on ne procède pas à une distribution de toutes les espèces dans des catégories [écologiques]. Seules les espèces caractéristiques et les espèces compagnes sont distinguées. Les espèces caractéristiques sont uniquement celles qui caractérisent un biotope par leur grande fidélité de population et leur grande constance, de sorte qu'il est absolument nécessaire de tracer une ligne de démarcation entre ces espèces et le caractère de la biocénose (KÖRNING 1966). (JUNGBLUTH 1975 : 51)

CAMERON & POKRYSZKO (2005) indiquent par ailleurs qu'il est récurrent de constater un rapport de un à dix entre le nombre d'espèce que l'on voit et le nombre d'individus réels.
PUISSEGUR (1976) enfin, sur les traces de Ložek, développe une analyse fort intéressante, où il associe, pour chaque relevé, un double spectre, celui des espèces et celui des individus. Le second spectre correspond, peu ou prou, à ce que nous avons indiqué plus haut comme le coefficient d'abondance, et le premier à une répartition de l'abondance pour chaque groupe biologique. Dans notre méthode, la séparation entre synusies permet déjà de séparer les groupes écologiques (comme d'ailleurs les types biologiques).

En synthèse, on procède au relevé de la manière suivante : sur un site homogène, on procède à l'échantillonnage sur 8 stations différentes ou homogènes (au sein d'un même microhabitat) ; ces stations représentent 25 litres environ (le quart de ce volume est semble-t-il suffisant). Au prélèvement de litière, on associera un temps de recherche à vue, sur les troncs, les végétaux, le cas échéant, équivalent à 15 minutes de recherche active. Pour les milieux humides, le prélèvement de litière est associé également à un battage de végétation, sur 8 stations également. Les milieux aquatiques nécessitent d'autres méthodes que je ne détaille pas ici.

II. Analyse du relevé

4. Détermination des espèces caractéristiques

> Die Assoziation ist eine durch bestimmte floristische und soziologische (organisatorische) Merkmale gekennzeichnete Pflanzengesellschaft, die durch Vorhandensein von Charakterarten (treuen, festen oder holden) eine gewisse Selbstandigkeit verrat.
>
> *« L'association est une communauté végétale caractérisée par certains traits floristiques et sociologiques (structurels), présentant une certaine autonomie par la présence d'espèces caractéristiques (fidèles, différentielles ou compagnes). »*

L'on devrait toujours tenir cette citation de Braun-Blanquet (1921) en tête lorsqu'on cherche à définir des communautés.

La cénose est une communauté biologique caractérisée par certains traits spécifiques et sociologiques (structurels), présentant une certaine autonomie, et caractérisée par des espèces fidèles, différentielles, compagnes.

On trouve cinq degrés de fidélité (de caractérisation) généralement (synthétiquement) définis comme tels (STRENZKE 1949) (tableau 2).

Coeff.	Fidélité	Constance	%	Quantité	i	Coeff.
« 6 »				hyperdominant	>300	-6
5	fidèle	toujours	81-100	dominant	101-300	5
4	élective	principalement	61-80	nombreux	41-100	4
3	préférente	souvent	41-60	peu nombreux	16-40	3
2	compagne	rarement	21-40	rare	6-15	2
1	accidentelle	très rarement	1-20	sporadique	1-5	1

Tableau 2 Coefficients de fidélité (d'après STRENZKE 1949)

HAGEN (1952) présente le système qu'a imaginé avant elle (et qu'elle adapte) Tischler. Celui-ci définit une affinité à un biotope (*Biotopzugehorigkeit*) (tableau 3).

1. les espèces propres au biotope (*biotopeigene Arten*)	*Indigenae*
2. les visiteurs (*Besucher*)	*Hospites*
3. les voisins (*Nachbarn*)	*Vicini*
4. les hôtes errants et de passages (*Irrgäste und Durchziigler*)	*Alieni*

Tableau 3 Affinité à un biotope (d'après TISCHLER 1949)

Puis il décrit le mode d'attachement (*Bindung*) :

1. espèces euzonales
   a. fidèles (treue)
   b. préférentielle (feste)
   (qui forment les espèces caractes)
2. espèce tychozonales (compagnes : holde)
3. espèces azonales (ubiquistes : vage)
4. espèces xénozonales (étangères, nous dirions accidentelles : fremmde)

Hagen ajoute en effet une nouvelle catégorie, sur le modèle de Braun-Blanquet et Tüxen, l'espèce différentielle, espèces des niveaux 3 et 4 qui viennent marquer la spécificité de la cénose.

> Selon la nomenclature de Tischler, un biotope peut être caractérisé par certaines espèces caractéristiques, mais une subdivision malacologique au sein d'un biotope n'est pas possible. L'introduction d'un nouveau terme me semble donc nécessaire. Selon la nomenclature phytosociologique de Braun-Blanquet et Tüxen, j'appelle espèce différentielle une espèce qui subdivise un biotope uniformément caractérisé par des espèces à caractères spécifiques. La plupart

> des espèces différentielles sont des espèces de tychozones ou de xénozones, qui dépendent de certains facteurs, d'un certain niveau d'humidité, de lumière, de température, de composition du sol ou de couverture végétale.
> La population plus ou moins uniforme d'un biotope est définie par les termes présence, constance et fréquence : « Si l'on compare des peuplements entiers sans tenir compte de leur taille, on parle de présence ; si l'on compare seulement des unités de surface de chaque peuplement, en revanche, on parle de constance. Enfin, la fréquence résulte de la comparaison des zones d'échantillonnage au sein d'un même peuplement de biotope » (TISCHLER 1949). (HAGEN 1952 : 237)

Mais ce ne sont que des conventions ; dans la pratique, sur le terrain, les chiffres peuvent apparaître peu efficients ; plus essentiel est de considérer une combinaison caractéristique, en tenant compte des espèces différentielles : « sur le plan statistique, la fréquence relative d'une espèce différentielle doit être supérieure à 50 % dans un groupement végétal et inférieure à 10 % dans tous les autres groupements […] Selon DENGLER *et al.*, le degré de présence de l'espèce différentielle dans le syntaxon différencié doit être d'au moins 10 % supérieur à celui des autres syntaxons, où cette espèce ne doit pas y être présente avec plus de 20 %. » (MEDDOUR 2011) Comme on voit, une grande part de liberté est laissée à l'appréciation du chercheur.
Reprenant la définition de Braun-Blanquet pour l'appliquer l'appliquer à n'importe quelle cénose, tout en tenant compte de notre expérience d'un siècle après, on pourrait la traduire ainsi :

La cénose est une communauté biologique caractérisée par certains traits spécifiques et sociologiques (structurels), présentant une certaine autonomie, et caractérisée par des espèces fidèles, différentielles, compagnes.

Pour Sacchi, l'association malacologique est :

> définie par la coexistence d'un certain nombre d'espèces, coexistence qui a la valeur d'indicateur des conditions mésologiques, et qui se répète avec une signification statistique. Elle est constituée en général par des animaux non monophages, et de ce fait n'a qu'une corrélation limitée avec la « flore » stationnelle (composition spécifique). Elle a, pourtant, une corrélation remarquable avec la « végétation » {concept physio-écologique), considérée comme un élément mésologique, ainsi qu'avec d'autres facteurs climatiques, édaphiques, biotiques : facteurs complexes desquels sa structure est la résultante.
> Un groupement de Mollusques peut, par conséquent, coexister avec un groupement végétal ; mais si celui-ci disparaît (par action humaine, par exemple) pourvu que les autres conditions du biotope ne changent pas, et que l'on n'arrive pas jusqu'à la destruction des animaux, l'association malacologique subsistera avec le groupement végétal établi à la place de l'ancien, si elle y trouve assez de nourriture. (SACCHI 1952 : 433-434)

5. L'élaboration du synsystème
C'est la dernière étape et probablement est-il encore trop tôt pour obtenir un système hiérarchique (ascendant) : plutôt avons-nous une image des limites entre cénoses, et donc de leurs relations horizontales, au niveau du type biologique et de l'habitat.
Le synopsis dessiné ci-après est une première étape, essentiellement une synthèse bibliographique, cherchant à définir les principales divisions. À l'heure actuelle, l'examen et le dépouillement des nombreux relevés de la bibliographie ne permettent pas, à mon avis, de définir des unités très précises. Tout ce travail reste à faire : à charge aux chercheurs futurs de préciser et décrire les groupements les plus précis, les plus géographiques possibles.

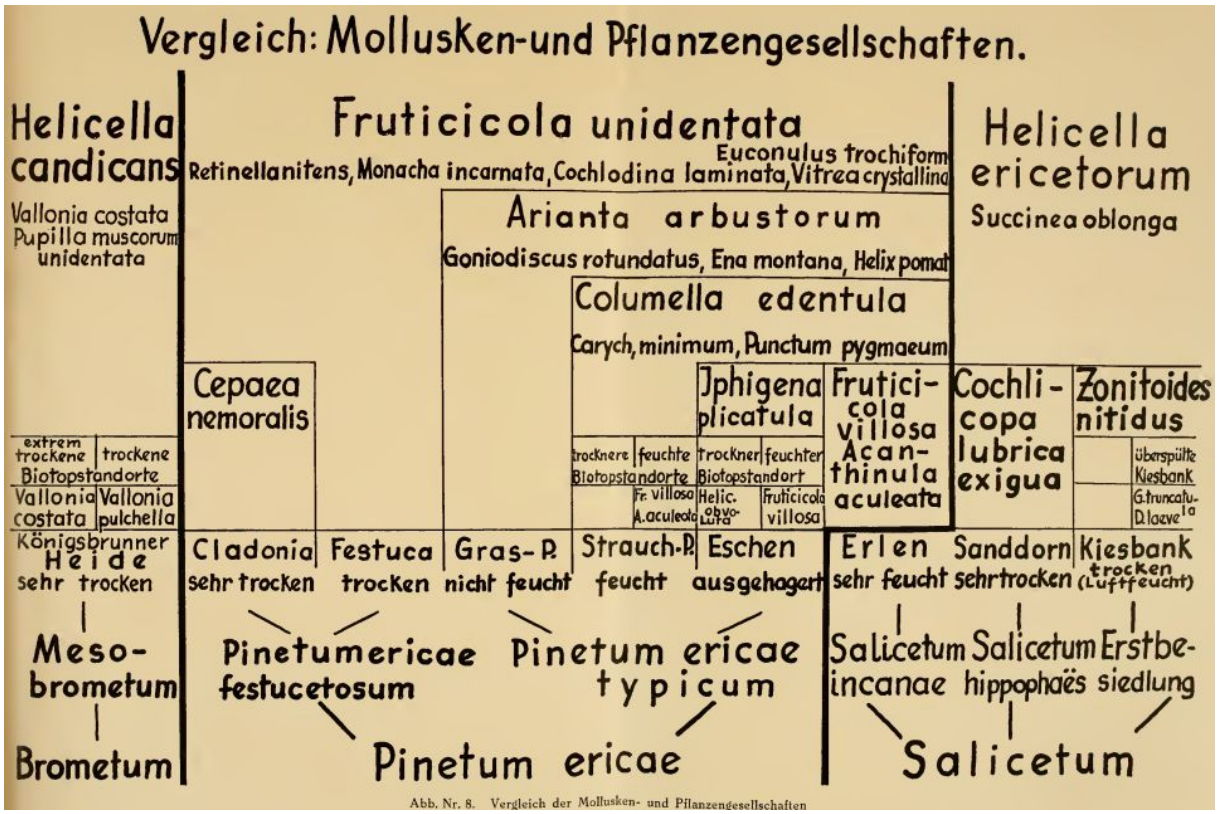

Figure 1 Le système phytocénose/malacocénose de HAGEN (1952)

Bibliographie

AMIET J.-L. 1967. *Les groupements de Coléoptères terricoles de la haute vallée de la Vésubie (Alpes-Maritimes)*. Paris, Muséum national d'Histoire naturelle.

ANT H. 1969. Die Malakologische Gliederun einiger Buchenwaldentypen in Nordwest-deutschland. *Vegetatio*, 18 : 374-386.

BLOSZYK J. 1999. *Geograficzne i ekologiczne zró¿nicowanie zgrupowañ roztoczy z kohorty Acari, Mesostigmata w Polsce. I. Uropodina lasów gr1dowych (*Carpinion betuli*)*. Poznañ, Wydawnictwo Kontekst.

BRAUN-BLANQUET J. 1921. Prinzipien der Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbücher der St. Gallischen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft*, 57:305-351

CAMERON R.A.D. & POKRYSZKO M.D. 2005. Estimating the species richness and composition of land mollusc communities: problems, consequences and practical advice. *Journal of Conchology*, 38(5) : 529-547.

DEFAUT B. 1987. *Recherches cénotiques et bioclimatiques sur les orthoptères en région Ouest Paléarctique*. Thèse. Université de Toulouse.

HAGEN B. 1952. Die bestimmenden Umweltsbedingungen für die Weichtierwelt eines süddeutschen Flussufer-Kiefern waldes (Mollusca terrestria in *Pineto-ericae*). *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München*, 2 : 161-276.

HÄSSLEIN L. 1966. Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anligenden Donautales. *Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*, 20 : 1-176.

KÖRNING G. 1966. Die Molluskengesellschaften des mittel deutschen Hägellandes. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 2(1) : 1-112.

MEDDOUR R. 2011. *La méthode phytosociologique Braun-Blanqueto-Tüxenienne*. Tizi-Ouzou, U. de Tizi Ouzou.

PASSARGE H. 1966. Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. *Feddes Repertorium*, 73(3) : 226-235.

POORE M.E.D. 1962. The method of successive approximation in descriptive ecology. *Advances in ecological research*, 1 :35-68.

PUISSEGUR J.-J. 1976. *Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques ; rapports avec d'autres faunes boréales de France*. Dijon Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon, 3.

SACCHI C.F. 1952. Raggruppamenti di Molluschi terrestri sul litorale italiano. Considerazioni e ricerche introduttive. *Bollettino della Società veneziana di storia naturale e del Museo civico di storia* ***naturale***, 6 : 99-158.

SCHMID G. 1966. Mollusken aus dem Schwenninger Moos. Das Schwenninger Moos. *Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württenberg*, 5 : 332-362.

STRENZKE K. 1949. Die biozönotischen Grundlagen der Bodenzoologie. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 45 : 245-262.

TISCHLER W. 1949. *Grundzuge der terrestrischen Tierokologie*. Wiesbaden, Vieweg/Teubner.

VINCENT B. 2015. Suivi des populations de *Vertigo angustior* et *Vertigo moulinsiana* (Annexes II de la Directive Habitats), année III, sur la ZSC FR1100799 "Haute-Vallée de l'Essonne" pour le Parc naturel régional du Gâtinais français. Rapport d'étude.

WEBB D.A. 1954. Is a classification of plant communities either possible or desirable? *Botanisk Tidsskrift*, 51 : 362-370.

Synopsis pour un prodrome des malacocénoses de France et d'Europe

Benoît Vincent

Phytosociologue et malacologue, chargé de cours à l'École de la Nature et du Paysage de Blois.
Email : benoit.vincent@coris.ovh

Résumé – Dans la lignée des éléments théoriques exposés par ailleurs (VINCENT 2022), nous proposons ici un premier synopsis des communautés cénotiques de mollusques – malacocénoses – fruit de la bibliographie et de premières observations. Sont ainsi repertoriées soixante divisions, cinquante-et-une alliances et onze cénoses sans allocation de rang, pour les mollusques terrestres et aquatiques continentaux pour la France et une partie de l'Europe. Ce travail est amené à évoluer, et représente une première étape de l'élaboration d'un synsystème zoocénologique.

Mots-cles : synsysème, cénologie, biocénotique, mallacocénose, syntaxon

Abstract – In line with the theoretical elements set out in another paper (VINCENT 2022), we propose here a first synopsis of the cenotic communities of molluscs – malacocenosis – based on the literature and initial observations. Sixty divisions, fifty-one alliances and eleven cenosis without rank allocation are listed, for continental terrestrial and aquatic molluscs in France and part of Europe. This work will continue to evolve and represents a first step in the development of a zoocenological synsystem.

Key-words : synsystem, cenology, biocenotics, mallacocenosis, syntaxon

A. Présentation

1. Concepts et méthodes (rappels)

1.1 Source des données
Les données proviennent de trois sources différents :

- nos recherches personnelles, en différents habitats et secteurs géographiques, accumulée depuis une dizaine d'années, mais plus précisément entre 2016 et 2021.
- l'analyse et la synthèse des descriptions de communautés de mollusques dans la littérature biostatistique récente ; au prétexte d'étudier les « groupements, communautés, assemblages », en réalité ces articles s'intéressent à des éléments d'écologie fonctionnelle au regard des communautés (non aux communautés en tant que telles), mais ils offrent une multitude de données exploitables dans la majeure partie des cas.
- mais principalement, l'analyse et la synthèse des descriptions de cénoses dans la littérature, et spécialement des années 1950 aux années 1990 ; passé ces décennies, les éléments sont moins nombreux (la biocénotique est passée de mode, cf. Vincent 2021b).

Il est important de souligner ici que la majeure partie de ces cénoses a déjà été repérée par ces derniers auteurs (on notera l'important apport numérique de Häßlein, puis de Frank), et, en quelque sorte, ce synopsis propose aussi une synthèse bibliographique de l'existant.
De nombreuses publications ne sont pas faciles à se procurer. C'est une limite de ce travail, qu'a accentué le contexte de pandémie.

1.2 L'approche synusialiste
Mon approche étudie les groupements d'espèces au sein de limites spatio-temporelles.
Le relevé (l' « échantillonage qualitatif », cf. *infra*) est réalisé au sein d'un habitat homogène. Une partie de l'information est déjà codée par l'étude des groupes écologiques, chers à LOZEK (1964), PUISSEGUR (1976) ou LISICKY (1991) : il ne s'agit pas encore, toutefois, de cénoses. Ceci distingue cette approche de l'étude des thanatocénoses (sédimentation des coquilles au sein de strates géologiques), mais aussi du simple relevé des espèces au sein d'un habitat.

Il convient en effet de travailler au sein de ce qu'on appelle des synusies (techniquement ce serait plutôt des mérocénoses (MÖRZER BRUYNS 1947)), associant les groupes écologiques et des types biologiques. Il y a bien des manières de structurer les synusies au sein d'un habitat, selon tel ou tel trait propre à l'espèce ou à un ensemble d'espèces (liés par la phylogénie ou l'écologie).
La biocénologie cherche à travailler au sien d'un même clade[8] ; il est possible d'avoir d'autres systèmes hiérarchiques au sein des clades « inférieurs », mais il ne devrait n'y en avoir qu'un au sein d'un même clade. Il devient alors difficile de fixer les limites du clade, la tradition étant de travailler au niveau de l'ancien « embranchement » animal : mais il apparaît trop vaste pour les insectes, et même pour les mollusques, où l'on préfère de loin l'ancienne « classe ».

Ainsi, au sein du clade Mollusca, je propose une double dichotomie initiale :
- celle, évidente, entre les neuf « classes » de Mollusques ; pour ce qui me concerne ici, je distingue évidemment les Bivalves des Gastéropodes ;
- celle, plus subtile, mais du même acabit, entre Pulmonés et Branchiés, puisqu'il me paraît décisif du point de vue de l'affranchissement à l'eau ou à l'humidité : c'est ainsi que les Prosobranches, y inclus par exemple les Pomatiidés, les Cochlostomidés, les Aciculidés ne sont pas mélangés à leurs homologues pulmonés.

Une seconde dichotomie est alors envisageable, dans tous les groupes terrestres, et qui concernent, d'une part, la taille de l'animal (ou plus justement de la coquille), d'autre part le régime alimentaire de l'animal : ces éléments relèvent du type biologique, tel que défini par ailleurs (VINCENT 2021a).

On distinguera en effet, lorsque c'est possible :
- les herbivores, et les non-herbivores (latissimo sensu, comprenant les détritivores) ;
- les groupes d'espèces dont la coquille est inférieure et supérieure à 0,5 mm.

C'est ainsi que dans notre liste des espèces générale (Malacobase, détaillé dans le texte théorique), nous avons affecté une lettre à chacun de ces traits : les espèces sont alors aisément 'ordinables' selon ces quatre traits, sous la forme d'une simple chaîne de caractères (nous ne savons pas, a priori, dans quelle cénose les ranger) qui permet de distinguer, au sein d'un relevé, les différentes synusies. Pour mémoire, ces traits sont :
Bivalve/Gastéropodes + Branchiés/Pulmonés + Herbivore/'Carnivore' + Coquille 0, 1, 2, 3 / Taille M C

1.3 Le relevé type
Le relevé type est du même acabit qu'en phytosociologie et il a été présenté dans le texte théorique. Les espèces sont nommées grâce à la base Molluscabase du Clecom-project (BANK *et al.* 2001, FALKNER *et al.* 2001), aux listes de BOUCHET *et al.* 2017 et BOUCHET *et al.* 2010 et aux guides de KERNEY *et al.* 1999 et WELTER-SCHULTES 2012.

2. Espèces concernées
On rappellera que ne sont considérés ici que les mollusques continentaux (terrestres et aquatiques) : les mollusques marins sont a priori exclus de ce synopsis (ils font l'objet d'un document ultérieur, en cours de finalisation dans sa version alpha), même si on désigne quelques communautés très partielles, le plus souvent amphibies. Les espèces terrestres sont privilégiées, ainsi que les espèces de la dition (cf. ci-dessous) ; les espèces de ditions limitrophes ne sont évoquées qu'à la marge, et les espèces strictement aquatiques, bien que fort étudiées, mériteraient des approfondissements supplémentaires.

3. Espaces considérés
3.1 Dition
Nos relevés sont pour la plupart situés en France (Parisis, Gâtinais, Barrois d'Arc, Dervois, Argonne, Champagne crayeuse, Haut-Jura, et Préalpes du sud : Tricastin, Baronnies, Diois essentiellement, plus sporadiquement dans le Lot et en Aveyron, dans l'Aude, l'Hérault, l'Ille-et-Vilaine et les Côtes-d'Armor, les Bouches-du-Rhône, le Var et les Alpes-Maritimes) et en Italie (Ligurie, Sicile, Calabre, Sardaigne…).

La littérature est, elle, préférentiellement d'influence allemande ou de l'est de l'Europe (Allemagne, Autriche, Pologne, République tchèque, Slovaquie). Par conséquent, la dition est centrée sur l'Europe occidentale, réduite à ses secteurs occidentaux et surtout centraux. Elle correspond en majorité aux deux

8 Nous nous appuyons ici sur les dernières phylogénies disponibles des mollusques : BOUCHET et *al.* 2017 et BOUCHET et *al.* 2010.

domaines bioclimatiques continental et, atlantique (ce dernier dans une mesure moindre) : la France est elle-même représentative de ces domaines, au croisement de ces influences, avec de surcroît une forte présence alpine et une nette influence méditerranéenne. Mais ces deux derniers domaines biogéographiques sont étudiés également à la marge : en effet, les données font cruellement défaut pour les secteurs les plus méditerranéens (Espagne et Italie méridionales, Grèce, Afrique du Nord, ainsi que la plus grande partie du bassin oriental), tandis que dans les Alpes, si elles sont mieux géographiquement réparties d'ouest en est, elles sont souvent extrêmement localisées (les Alpes du nord l'emportent, les Alpes du sud et les Balkans, pourtant richissimes d'espèces, sont sous-considérées).

3.2 Les biocènes

Pour la dition qui nous concerne ici, nous retenons huit biomes, qui forment les chapitres du présent synopsis, qui se divisent eux-mêmes en dix-huit bioèces et biocènes.

Pour mémoire, le bioèce est l'habitat écologique d'un ensemble de cénoses, tous règnes confondus, formant le biocène. Cette relation bioèce/biocène déborde le champ strictement cénologique et fait basculer à la dimension supérieure, biogéographique. Bioèce et biocène forment le biome, c'est-à-dire une unité de paysage.

4. Présentation du synsystème

4.1 Rangs retenus

Pour les raisons théoriques exposées par ailleurs, je ne liste ici que ce que je retiens comme cénose valide aux rangs de l'alliance et de la division. À charge à qui voudra de préciser des rangs intermédiaires s'ils existent, mais je pense qu'il est trop tôt pour le faire.

Afin d'éviter les répétitions inutiles, les alliances dont les espèces seraient identiques à celle de la division supérieure n'ont pas été indiquées.

Les divisions sont signalées par le point plein ● , et les alliances par un carré plein ■ ; lors*qu'une cénose n'est décrite que par une seule espèce, elle est dite indéterminée (abrégé *ind*) ; si une cénose ne possède pas de rang certain, elle est dite inallouée (*ina*), et elle est figurée par deux points d'interrogations en gras : **??** ; si une cénose supérieure est inconnue elle est dite inidentifiée (*ini*) ; si une cénose est inconnue, mais dont l'existence est logique, elle est notée présumée (*pres*).

4.2 Syntaxons

Le taxon est une entité sémantique correspondant à un rang systématique, espèce, genre, famille, etc. Un syntaxon est une entité sémantique correspondant à un rang synsystématique : alliance, classe, division… Traditionnellement, les syntaxons sont formés à partir des taxons de deux espèces caractéristiques (*caractes*), la première ayant son nom de genre abrégé en "*–o*" (sur le radical décliné), la seconde étant son nom de genre augmentée d'un suffixe permettant de reconnaître le rang : "*–ea*" pour la division ; "*–etea*" pour la classe ; "*–etalia*" pour l'ordre ; "*–ion*" pour l'alliance ; "*–etum*" pour l'association, etc. (classe et ordre ne nous concerneront pas ici).

Enfin les noms d'espèces sont tous deux au génitif. Dans l'usage courant, on ne cite que les noms de genre, parfois même seulement le second.

Exemples : les ourlets composés de *Trifolium medium* et *Geranium sanguineum* forment la classe suivante :

- 1. le taxon *Trifolium medium* donne *Trifolio medii* ; 2. le taxon *Geranium sanguineum* donne *Geranietea sanguinei* ; 3. d'où le syntaxon *Trifolio medii – Geranietea sanguinei* abrégé en *Trifolio – Geranietea*.

Le tiret semi-cadratin doit conserver les deux espaces insécables qui l'entourent.

Si on considère une alliance (suffice "*–ion*") de cénose des pelouses sèches médioeuropéennes dont les taxons originaux sont *Zebrina detrita* et *Helicella itala*, on obtient

- 1. *Zebrino detritae* ; 2. *Helicellion italae* ; 3. *Zebrino detritae – Helicellion italae* abrégé en *Zebrino – Helicellion*

Si les deux espèces appartiennent au même genre, c'est le nom de genre, unique, qui porte le suffixe, tandis que les noms d'espèces sont enchaînés sous la forme Genre "sp+o" – "sp+gen" :

- *Caricetea rupestro - myosuroidis* Ohba 1974

On évitera toutefois de trop user les abréviations qui peuvent laisser un doute quant aux espèces. On peut ajouter enfin le nom d'auteur, dans les cas identiques aux cas prévus pour les espèces.

4.3 Taxons

Afin d'éviter les infinies discussions nées de l'élaboration trop sophistiquée de certains codes taxinomiques, je propose ici un régime spécial. Contrairement au code phytosociologique, j'adopte le nom de taxon en vigueur et adapterai, le cas échéant, dans les éditions successives, les noms en relation aux noms d'espèces éventuellement modifiés.

Je rejette d'emblée les noms de syntaxons composés d'un seul nom d'espèce. Je rejette de même les adjonctions de préfixes et suffixes qui ne soient pas des noms d'espèces comme *Eu-*, *Xero-*, *Meso-*, etc. Dans les deux cas ce sont des facilitations qui ne génèrent à mon avis que confusion et imprécision.

4.4 Noms d'auteurs

Nombre de publications ne sont pas numérisées ou sont confidentielles. C'est une raison supplémentaire du caractère fragmentaire du synopsis.

Tous les noms binominaux latins sont de mon fait, mais je tiens à citer les auteurs qui, le cas échéant, ont déjà décrit la cénose (sans toutefois lui attribuer de syntaxon) : ce nom est entre crochets (afin de distinguer cet usage de celui des parenthèses, classique en taxinomie) : [Nom] ; les auteurs insistant sur une cénose sans la désigner, ou dont l'interprétation ne fait aucun doute au regard de la liste d'espèces donnée voient leur nom placé entre accolades : {Nom}

4.5 Tableaux

Afin de gagner une place considérable, les tableaux seront progressivement mis en ligne.

B. Synopsis des malacocénoses continentales de France et d'Europe, version bêta

Abréviations utilisées : auct = des auteurs (*auctoris*), de plusieurs auteurs sans qu'on sache quel est le premier ; C = centimétrique ; caracte = caractéristique ; dub = douteuse ; ina = inallouée ; incl = inclus ; ind = indéterminée ; ini = inidentifiée ; K = cénose/communauté ; M = millimétrique ; pp = *pro parte* ; pres = présumée.
Les syntaxons portent un code provisoire. Les biocènes sont repérés par une lettre ; une deuxième lettre renvoie à la « sous-classe » de mollusques considérée : B = Bivalves ; O = Gastéropodes Operculés (=« Caenogastropoda », pour aller vite) ; P = Gastéropodes Pulmonés. On s'intéresse en fait aux Eumollusques (dont les Monoplacophores n'existent pas en Europe). Les autres classes, Sélinogastres, Caudofovéates, ne sont pas traitées ici (et à en juger par la bibliographie, ne le seront pas dans l'immédiat).

A. Maricène

Le biochore marin est immense, et son équivalent bionomique nombreux et diversifié. Il n'est pas détaillé ici.
Les K marines pourraient être distinguées selon l'étage maritime où elles se trouvent ; ceux-ci sont communément :

- A1. *hadal* (+ de 7000 m de profondeur)
- A2. *abyssal* (de −7000 à −3000 m)
- A3. *bathyal* (de −3000 à −200 m)
- A4. *circalittoral* (de −200 à −40 m)

Les malacocénoces du maricènes sont nombreuses, qui rassemblent aussi bien le benthos, plancton et necton, et toutes les classes de mollusques.

B. Littoricène

Les K littorales sont écotoniques : dans une zone de contact (et de mélange ou succession) entre les milieux aquatiques et terrestres ; plusieurs espèces sont adaptées à la battance et sont pratiquement amphibies. Ceci démultiplie les combinaisons possibles, notamment chez les mollusques, entre non-pulmonés et pulmonés, à quoi s'ajoutent les classes uniquement aquatiques de l'embranchement. Néanmoins, les cénoses littorales ont été bien étudiées en France comme en Europe, aussi bien dans l'océan et les mers du Nord qu'en Méditerranée.
On considère ici les étages classiques suivants :

- B1. *infralittoral* (de −40 à −10 m ou plus exactement délimité par les basses-mers de morte-eau), généralement immergé sauf très grandes marées, et caractérisé par la présence des laminaires et algues rouges.
- B2. *mediolittoral* : zone des estrans et marées (généralement réduits en Méditerranée), située entre les basses-mers de morte-eau et les hautes mers de vive-eau, caractérisée par la présence des algues brunes de l'ordre des fucales.
- B3. *supralittoral* : zone des embruns (et marées d'équinoxe et vagues des tempêtes), riche en lichens.

À ces éléments marins s'ajoutent le milieu littoral strictement terrestre (à influence des embruns toutefois) des falaises ou des plages : nous les appelons ici *hyperlittoraux*.
Nous présentons ici uniquement les cénoses du supralittoral, et nous laissons donc les chapitres B1 et B2 pour un autre document.

Il est traditionnel de séparer les cénoses selon la nature du substrat où elles se développent, essentiellement : dur ou meuble (l'origine animale, végétale ou minérale du support peut être discriminante également).

B3. Supralittoricènes

Operculés

- B3.O01 ***Melarhapho neritoidis – Echinolittorinea punctatae*** {Pérès & Picard 1964} KC des rochers soumis aux embruns et hauts de vague européenne à méditerranéenne
- ?? (B3.O02) KC amphibie ind et ina à ***Truncatellea subcylindricae*** {Pérès & Picard 1964} des laisses de mer et galets, ou sur substrat meuble

Pulmonés

- B3.P01 ***Leucophytio bidendatae – Myosotellea myosotidis*** {Pérès & Picard 1964} KC des laisses de mer et galets, ou sur substrat meuble
- ?? (B3.P02) KM amphibie ind et ina à ***Onchidella celtica*** des conglomérats de balanes

B4. Hyperlittoralicènes

B4a. Scopulicènes

Operculés

?? (B4a.O01) KC ind à ***Tudorella sulcata*** ouest-méditerranéen : la question se pose de savoir si l'on fait de l'espèce une caractéristique d'une cénose littoricène endémique (mais de quelle unité – operculée – supérieure ?) ou s'il n'existe qu'une seule unité operculée transgressive d'un grand nombre d'habitat (cf. *infra* E.O01).

B4b. Thiniicènes

Pulmonés

- B4b.P01 ***Vertigino pusillae – Pupillea muscori*** KM des dunes
- B4b.P02 ***Cochlicello conoideae – Thebea pisanae*** KC des dunes européennes (syn pp ***Cochlicelletum barbarae*** Sacchi 1952 ; pp ***Thebetum pisanae*** Giordani Soika 1949)
  - ***Cochlicello acutae – Thebion pisanae*** KC atlantiques (syn pp *Cochlicelletum barbarae* Sacchi 1952 ; pp *Thebetum pisanae* Giordani Soika 1949)
  - ***Cochlicello barbarae – Thebion pisanae*** KC méditerranéenne (syn pp ***Cochlicelletum barbarae*** Sacchi 1952 ; pp ***Thebetum pisanae*** Giordani Soika 1949)
  - **??** KC ind et ina méditerranéenne orientale à ***Xerosecta explanata*** (peut-être incluse dans la précédente)
- B4b.P03 ***Corno aspersi – Massylaeea vermiculatae*** KC « protolittorale » méditerranéenne des dunes et arrière-dunes (syn pp ***Helicetum aspersae*** Sacchi 1952 ; syn dub ***Otalo punctatae – Massylaeion vermiculatae*** [Sacchi 1952] ; syn dub ***Helico cinctae – Massylaeion vermiculatae*** [Sacchi 1952], associant espèce à tendance géophile – dont : *Otala punctata*)

C. Hydricènes

Ce biocène concerne toutes les eaux continentales, courantes ou non. Il est extrêmement étudié, notamment dans le cadre du génie écologique propre aux cours d'eau, et a très tôt suscité une approche cénologique. Les bivalves, en particulier, sont bien connus (Mouthon, Foeckler), qui sont un indicateur biologique et hydraulique important à plusieurs égards ; certains des plus grands bivalves d'eau douces, appelés *naïades,* sont fortement menacés, et plusieurs des espèces sont protégées au niveau national. À l'image des étages marins, on structure traditionnellement les habitats des cours d'eau en tronçons, liés à la pente et donc au courant, de la source à l'embouchure/confluence. On s'appuie ici sur la typologie classique de VERNEAUX 1980, légèrement modifiée, où l'on distingue :

- C1. le *stygon* ? ou eaux souterraines, vives, permanentes ;
- C2. le *crénon* ou zone des sources, d'origine souterraine, et souvent froide et rapide ;
- C3. le *rithron* ou zone des eaux rapides (*lotiques*) ou courantes, plus ou moins fraîches ;
- C4. le *potamon*, ou zone des eaux lentes (*lentiques*) ou stagnantes, plus ou moins chaudes ;
- C5. on associe ici (peut-être provisoirement) au potamon le *limnon*, à savoir les grandes eaux stagnantes, des lacs, étangs etc. ; on leur associe généralement leurs rives, ainsi que les zones immergées temporaires (stagnantes ou courantes). Les eaux saumâtres sont traitées dans le chapitre précédent.

C1. Stygicène

Les cours d'eau souterrains sont des milieux difficiles d'étude, mal connus d'un strict point de vue biocénotique ; communautés probablement intercladiennes dont il est difficile, aujourd'hui, de donner un aperçu ; millimétriques, elles sont également probablement souvent endémiques, voire microendémiques. Pourtant, avec plus d'une centaine espèce, elles représentent près de 20 % de la malacofaune française.

Operculés

- C1.O01 KM ind à ***Bythiospeum spp.*** ou ***Islamia spp.***

C2. Crénicène

Les sources présentent à leur tour de nombreuses difficultés d'analyse, puisqu'elles sont une fois encore entre plusieurs milieux : souterrain et aérien ; terrestre et aquatique. Les espèces des cours d'eau souterrains, les *stygobies*, forment un biocène particulier. Les communautés des sources sont généralement mal connues.

Operculés

- C2.O01 KM ind à sp. stygophiles (***Bythinella spp.***, ***Belgrandiella spp.***, ***Graziana spp.***, ***Alzoniella spp.***) (cf. Verneaux 1980 ; Mouthon 1981 ; syn pp dub ***Bythinelletea ferussino – abbreviatae*** [Julve 2005]) ; syn pp

dub K ind à ***Bythinella cylindrica*** [Häßlein 1966], sp. end ; syn pp K operculée à ***Bithynia ssp.*** et ***Valvata spp***. [Häßlein 960])

Bivalves
L'unité supérieure des microbivalves est commune à plusieurs biocènes, d'où la graphie C234.

- C234.B01 ***Euglesea casertano – personati*** [Foeckler 1990] KM des microbivalves dulçacquicoles
- ***Euglesion casertano – subtruncatae*** [Mouthon 1999] des sources et cours d'eau rapides et frais (syn ***Euglesion casertano – obtusalis*** {Mouthon 1981})

C3 Rithricène
Sont rassemblées ici toutes les communautés des eaux courantes.

Operculés

- C3.O01 ***Bithyniea tentaculo – leachi*** [Mouthon 1999] KM des eaux courantes

?? (C3.O02) KM ind et ina à ***Physa fontinalis*** [Mouthon 1999] des eaux courantes
?? (C3.O03) KM ind et ina à ***Lithoglyphus naticoïdes*** [Mouthon 1999] des eaux lentes
?? (C3.O04) KC ind et ina à ***Esperiana esperi*** ou ***Melanopsis praemorsa***, des fleuves côtiers

Pulmonés

- C3.P01 ***Bathyomphalo contorti – Gyraulea albi*** KM des eaux courantes
  (syn pp dub K ind à ***Gyraulus laevis*** [Frank 1976b] méditerranéenne)
- C3.P02 ***Ampullaceaneo balthici – Peregrianea labiatae*** KC des eaux courantes (syn ***Stagnicolo palustris – Peregrianea labiatae*** [Häßlein 1960 ; Mouthon 1999])

Bivalves
L'unité supérieure des microbivalves est commune à plusieurs biocènes, d'où la graphie C234. L'unité supérieure des naïades est commune à plusieurs biocènes, d'où graphie C34.

- C234.B01 ***Euglesea casertano – personati*** [Foeckler 1990] KM des microbivalves dulçacquicoles
  - ***Eugleso milii – Pisidion amnici*** [Mouthon 1981] des grands cours d'eau
- C34.B01 ***Anodonto anatinae – Margaritiferea margaritiferae*** [Jungbluth & Dannapfel 1975] KC des naïades (syn. ***Anodontetea anatinae*** Julve 2005 ; syn pp ***Viviparo contecti – Anodontea cygnae*** [Häßlein 1960])
  - ***Union manco – crassi*** Julve 2005 KC des naïades des eaux courantes (incl K prés ind à ***Margaritifera margaritifera***)

C4. Limnicènes
Ce sont les communautés des eaux stagnantes, en particulier des lacs et étangs, mais aussi des mares, temporaires ou non. Les mares temporaires pourraient faire l'objet d'un biocène à part (*flaquicène*, *peu élégant,* ou *piscinicène*, peu heureux, ce dernier mot évoquant également un peuplement de poissons).

Operculés

- C4.O01 ***Valvatea cristato – piscinalis*** KM des eaux calmes à stagnantes (syn pp dub K ind à ***Valvata pulchella*** [Häßlein 1966], endémique des Alpes ; syn K dub operculée à ***Bithynia spp***. et ***Valvata spp***. [Häßlein 1960])
- C4.O02 ***Viviparea contecto – vivipari*** Julve 2005 KC des eaux calmes à stagnantes (syn K à ***Viviparus contectus*** et ***Anodonta cellensis*** [Häßlein 1960], différentielle de la K à ***Pseudanodonta complanata*** [Häßlein 1960])
- C4.O03 ***Acroloxo palustris – Theodoxea fluviatilis*** K septiformes des eaux lentes (syn pp K ind à ***Theodoxus transversalis danubialis*** [Häßlein 1960])

?? (C4.G04) KC ind et ina à ***Physa acuta*** [Mouthon 1999] des eaux calmes à stagnantes

Pulmonés

- C4.P01 ***Lymnaeo stagnalis – Planorbariea cornei*** [Jungbluth & Dannapfel 1975] KC des eaux stagnantes
- C4.P02 ***Aniso vortici – Planorbea carinati*** KM des eaux stagnantes (syn pp K ind à ***Aniso leucostoma – Euglesion obstusalis*** [Häßlein 1960])
- C4.P03 ***Galbo truncatulae – Aplexea hypnorum*** [Den Hartog 1963] KC amphibie
- C4.P04 ***Aniso spirorbis – Segmentinea nitidae*** KM amphibie

Bivalves

L'unité supérieure des microbivalves est commune à plusieurs biocènes, d'où la graphie C234. L'unité supérieure des naïades est commune à plusieurs biocènes, d'où graphie C34.

- C234.B01 ***Euglesea casertano – personati*** [Foeckler 1990] KM des microbivalves dulçacquicoles
  - ***Euglesion convento – personati*** [Mouthon 1989] des eaux profondes de lacs
  - ***Sphaerion corneo – lacustris*** des eaux lentes et profondes (y compris des lacs : Mouthon 1989), avec végétation (syn ***Eugleso obstusalis – Sphaerion lacustris*** [Mouthon 1989] des eaux littorales de lacs ; syn ***Sphaerio cornei – Pisidion amnici*** [Häßlein 1960] des eaux stagnantes ; syn ***Pisidio amnici – Odhneripisidion tenuilineati*** [Häßlein 1966] des bords de ruisseaux)
  - ***Odhneripisidio moitessierani – Euglesion nitidi*** [Mouthon 1981] des eaux stagnantes (syn ***Euglesion henslowano – nitidi*** [Mouthon 1999] ; syn ***Euglesion supini – nitidi*** [Mouthon 1999] ; syn ***Sphaerio rivicolae – Odhneripisidion moitessierianum*** [Mouthon 1999] ; syn dub ***Sphaerio rivicolae – Euglesion nitidi*** [Häßlein 1966])
- C34.B01 ***Anodonto anatinae – Margaritiferea margaritiferae*** [Jungbluth & Dannapfel 1975] KC des naïades (syn. ***Anodontetea anatinae*** Julve 2005 ; syn pp ***Viviparo contecti – Anodontea cygae*** [Häßlein 1960])
  - ***Union pictoro – tumidi*** Julve 2005 KC des naïades des eaux stagnantes (syn. *Pseudanodonta complanata* [Häßlein 1960])

D. Paludicènes

Toutes les zones correspondant aux zones humides présentent une remarquable stabilité cénologique, de sorte que, hormis quelques éléments territoriaux (pour ne pas dire endémiques) qu'il s'agira de défricher ultérieurement, le système est d'une grande récurrence et stabilité. Il est également l'un des mieux connus en Europe du fait du statut de certaines espèces qui y sont inféodées, du genre *Vertigo*, dont quatre espèces sont inscrites à la directive Habitats de l'UE.

Dans un premier temps, nous avons jugé utile de ne pas séparer les cénoses millimétriques des cénoses centimétriques (gain de place), mais après coup il nous a paru plus logique de conserver l'esprit du synsystème, basé sur les types biologiques.

Le ripicène, les bords de cours ou pièces d'eau est inclus dans la paludicène, même si techniquement ce n'est évidemment pas la même chose. Mais on ne voit pas de K singulièrement différente entre les deux, en ce qui concerne les mollusques. Si le trait proprement hygrophile s'estompe un peu, alors les K des lisières et des haies (duméticène) se substituent à elle ; si le milieu se structure en étages de végétation, ce sont les K des bois et forêts qui arrivent. De toute manière toutes ces K écotoniques ou tout du moins plus linéaires que surfaciques, sont souvent présentées en mélange.

Pulmonés

- D.P01 ***Carychiea tridentato – minimi*** KM microscopique des lieux humides génériques
- D.P02 ***Oxylomo elegantis – Succineea putridis*** KC des pulmonés des lieux humides génériques, marais, prairies humides, fourrés humides, roselières, non nécessairement liées à un couvert végétal (syn pp ***Euconulo alderi – Succineea putridis*** Vincent 2018)
- D.P03 ***Euconulo alderi – Vertiginea antivertiginis*** KM des pulmonés des lieux humides génériques, marais, prairies humides, fourrés humides, roselières, non nécessairement liées à un couvert végétal (syn pp ***Euconulo alderi – Succineea putridis*** Vincent 2018)
  - ***Vertiginion antivertigino – moulinsianae*** KM planitiaires à submontagnardes (syn pp K à ***Vertigo spp.*** [Häßlein 1966] ; incl K à ***Vertigo lilljeborgi*** [Häßlein 1966])
  - ***Vallonio enniensis – Vertiginion angustioris*** KM de litière (syn K à ***Vertigo spp.*** [Häßlein 1966] ; syn pp dub K à ***Vallonia pulchella*** [Häßlein 1960] ; syn pp dub K à ***Vallonia excentrica*** [Häßlein 1960] ; cf. aussi les K à *Columella columella*)
  - ***Pupillo alpicolae – Vertiginion genesii*** **[Häßlein 1960]** K alpines et polaires (syn pp ***Vertiginion geyero – genesii*** Vincent 2018)
- D.P04 ***Derocerea agresto – laevis*** K des pulmonés aconques [Frank 75]
- D.P05 ***Nesovitreo hammonis – Zonitoidea nitidi*** {Thiele 1956} KM des pulmonés non herbivores des lieux humides génériques (syn dub pp ***Euconulo fulvi – Nesovitreea hammonis*** des forêts mixtes à pin [Jungbluth 1978] ; pour Mörzer Bruyns 1947, *N.hammonis* n'est pas caracte des zones humides ; il est vrai que l'espèce est euryèce ; néanmoins la récurrence avérée dans les marais et roselières (sa fidélité) sont telles que j'adopte ici ce syntaxon)
- D.P06 K ind aconque à ***Arion subfuscus*** des tourbières [Körning 1999]

E. Pétricènes
Sous ce vaste chapitre sont regroupés les habitats majoritairement minéraux, avec trois modalités : les grottes, les roches externes, et le sol et le sous-sol. Dans les roches externes on rassemble des cas particuliers, en plus des parois et des dalles (pour les mollusques, peu impactantes) : les éboulis, les sables (hors-dunes), enfin les habitats de neiges et glaces, le milieu sans doute le plus original.

Operculés
- E.O01 ***Cochlostomo septemspiralis – Pomatiea elegantis*** KC prosobranche euryèce

E1. Cavernicènes
Milieux difficiles d'étude, mal connus d'un strict point de vue biocénotique ; communautés probablement intercladiennes dont il est difficile, aujourd'hui, de donner un aperçu ; millimétriques, elles sont également probablement souvent endémiques, voire microendémiques. Ne devraient être considérées ici que les troglobies strictes, sans troglophiles ni trogloxènes.

Operculées
- E1.O01 KM ind frag à ***Zospeum bellesi*** et ***Z. spellaeum***

Pulmonés
- E1.P01 KC ind herbivores à ***Clausiliidae spp.***
- E1.P02 KC ind non herbivores à ***Oxychilus cellarius*** [Dethier 2007 ; cf. Delarze *et al.* 2008]

E2 Vrachicène
E2a. Glaréicènes
Les Allemands associent aux éboulis des espèces également inféodées aux forêts de ravin à Tilleul ou aux crêtes rocheuses arborées à Hêtre et Érable : des espèces originales y sont mentionnées : *Aegopis verticillus*, *Causa holosericea*, *Discus perspectivus*, *Ruthenica filograna*… Nombreuses espèces spécialisées.
Le biocène pourrait être structuré sur le couvert forestier possible, et dans un deuxième temps probablement par la géographie (espèces endémiques des Alpes *vs* des Pyrénées).

Pulmonés
- E2a.P01 ***Chilostomea acrotricho – zonati*** KC des éboulis
- E2a.P02 KM ind non herbivore à ***Mediterranea depressus***
- E2a.P03 ***Daudebardiaea rufae – brevipedis*** KC carnivores des éboulis

E2b. Rupicènes
Comme pour le paludicène, les espèces des parois présentent une relative stabilité ; dans un premier temps, nous avons jugé utile de ne pas séparer les cénoses millimétriques des cénoses centimétriques, mais après coup il nous a paru plus logique de conserver l'esprit du synsystème, basé sur les types biologiques.

Pulmonés
- E2b.P01 ***Pyramidulea rupestro – pusillae*** KM des murs et parois verticales
  - ***Pyramidulion rupestro – pusillae*** KM continentale planitiaire à montagnarde
  - ***Pyramidulo rupestris – Pupillion sterrii*** KM alpines {Häßlein 1960} montagnardes
  - KM ind méditerranéenne à ***Rupestrella rupestris*** (syn pp K à ***Caracollina lenticula*** [Sacchi 1954b ; Frank 1976b] ; syn dub K à ***Xerotricha apicina*** [Alonso 1977 ; Sacchi 1952])
- E2b.P02 ***Abido secalis – Chondrinea avenaceae*** KC des murs et parois verticales
  - ***Abido secalis – Chondrinion avenaceae*** [Häßlein 1966] KC mésothermes à froides
  - ***Abido secalis – Solatopupion similis*** KC mésothermes à chaudes (supraméditerranéenne) (syn dub incl ***Charpentiero ornatae – Chondrinion arcadicae*** [Frank 1976b] ; ***Marmoranio muralis – Papilliferion solidae*** [Sacchi 1952] ; syn incl dub K à ***Ferussacia follicula*** [Alonso 1977 : cf. Sacchi 1954c, Frank 1976b] : les formations rupicoles méditerranéennes (comme du reste les formations boisées) sont souvent ouvertes et anthropogènes, formant une mosaïque de cénoses fragmentaires d'origines diverses, souvent nitrophiles ; nombreuses espèces endémiques)

E2c. Lapidicènes
Pulmonés
- **??** (E2c.P01) KM planitiaires (méditerranéenne) à ***Papillifera papillaris***
- **??** (E2c.P02) KM ind et ina montagnardes à alpines à ***Chilostoma cingulatum*** et ***Delphinatia spp.***

E2d. Psammicènes
Les espèces strictement inféodées aux sables se répartissent entre les espèces maritimes des dunes et les espèces steppicoles. Il n'y a pas à notre connaissance de groupements strictement inféodés aux sables intérieurs ; toutefois *Sphincterochila candidissima*, espèce subérémiticole, présente en Sicile et en Libye, remonte en France préalpine sur des milieux voisins de milieux sabulicoles. N'était leur caractère excessivement nitrophile, *Rumina decollata*, *R.saharica* et *Zonites algirus* pourraient également former un groupe dédié.

Pulmonés
- E2d.P01 D ind à ***Sphincterochila candidissima***
  - ***Sphincterochilo candidissimae – Ruminion decollatae*** (syn pp K ***Sphincterochila candidissima*** à Sacchi 1952)

E2e. Glacicènes
Pulmonés
- E2e.P01 ***Eucobresiea glacialo – nivalis*** Julve 2005 (syn K. à ***Eucobresia nivalis*** [Kofler 1967], mais du lapidicène selon l'auteur ; syn incl K à ***Semilimax kochi*** [Häßlein 1948])

E3. Géicènes
Ne sont considérées ici que les espèces *endogées* dont l'essentiel du développement et de la vie se passe sous ou dans la terre, soit au sein de galeries créées par l'espèce elle-même, soit occupant des galeries d'autres organismes (comme les lombrics).
Comme pour les milieux rocheux ou aquatiques souterrains (sources, par exemple), il existe une interface avec les milieux « aériens » : concernant les milieux « terrestres », doit-on y considérer alors toutes les espèces et cénoses des litières, quel que soit leur milieu de référence ? Cela démultiplierait les milieux, d'autant qu'il faudrait encore s'entendre sur l'horizon limite, ce qui est délicat et, à dire le vrai, peu utile. Il me semble que cela nous engage à ne considérer que les endogées strictes.

Pulmonés
- E3.P01 DC carnivore ind à ***Testacella haliotidea***
  - ***Testacellion haliotideae – scutuli*** KC carnivores méditerranéennes
- E3.P02 DC aconque ind des limaces endogées
- E3.P03 DM ind à ***Cecillioides acicula***
  - ***Cecillioidion janii – aciculae*** KM méditerranéenne (syn incl K à ***Cecillioides aciculae*** Frank 1976b)

F. Praticènes
Nous incluons ici les communautés des pelouses et des prairies. La distinction n'est pas toujours évidente, pour les mollusques, mais les milieux sont bien connus.

Pulmonés
Cette cénose est potentiellement commune à deux biocènes, d'où la graphie FG.
- FG.P01 ***Oxychilo draparnaudi – Retinellion olivetorum*** KC carnivores
  - ***Oxychilo draparnaudi – Morlinion glabrae*** K européennes
  - ***Oxychilo draparnaudi – Retinellion olivetorum*** K méditerranéennes
- FG.P02 DM ind non-herbivore à ***Aegopinella minor***

F1. Steppicènes

Pulmonés
- F1.P01 ***Truncatellino cylindricae – Granarion frumenti*** des pelouses rocailleuses [Häßlein 1960] ;
- F1.P02 ***Vertigino pusillae – Valloniea costatae*** [Kofler 1967] KM des milieux ouverts mésophiles (syn pp K à ***Succinella oblonga*** auct ; syn dub K à ***Cochlicopa lubricella*** auct ; syn dub ***Pupillo muscori – Valloniea pulchellae*** [Hagen 1952] : le choix de *Vallonia pulchella* peut paraître étonnant mais à la fidélité de cette espèce aux pelouses mésophiles (Hagen, mais aussi Mörzer Bruyns, Häßlein...), par ailleurs comparable à celle de *Vertigo pygmaea*, s'ajoute la préférence de *Vallonia costata* pour les milieux rocailleux ; la fidélité est également celle des auteurs, qui certes sont d'Europe centrale, mais les *Festuco valesiacae – Bromopsidetea erectae* le sont également.)
  - ***Vertigino pusillae – Vallonion costatae*** [Kofler 1967] KM des pelouses calcaires mésophiles (syn pp ***Vertigino pygmaeae – Vallonion pulchellae*** |Hagen 1952] ; ***Vallonio costatae – Pupillea muscori*** [Hagen 1952] ; K à ***Chondrula tridens*** et ***Pupilla muscorum*** [Frank 1975])

- F1.P03 DM ind à ***Pupilla triplicata*** des KM des pelouses alpines [Frank 1986] (syn pp ***Candidulo unifasciatae - Pupillion triplicatae*** des pelouses sèches rocailleuses [Häßlein 1960])
- F1.P04 DM ind des K supraméditerranéennes (subnitrophiles à nitrophiles ?) à ***Trochoidea pyramidata*** [Sacchi 1952] (syn dub K à ***Xerotricha apicina*** [Alonso 1977 ; Sacchi 1952] ; cf. K à ***Cernuella virgata*** [Sacchi 1952 ; Frank 1976b] ; syn incl dub K à ***Lindholmiola lens***, ***Monacha parumcincta***, ***Chondrus zebra*** [Frank 1976b ; Frank 1987]
- F1.P05 ***Zebrino detritae – Hellicellea italae*** [Häßlein 1960] KC des pelouses sèches ou calcaires (syn K à ***Helicella itala*** [Hagen 1952] ; syn dub K à ***Xerolenta obvia*** [Hagen 1952])
  - ***Zebrino detritae – Helicellion italae*** [Hagen 1952] des pelouses calcaires centromédioeuropéennes
  - KC ind à ***Chrondrula tridens*** des pelouses calcaires rocailleuses (syn K à ***Jaminia quadridens***, paturées [Alonso 1977] ; syn pp ***Truncatellino cylindricae – Granarion frumenti*** des pelouses rocailleuses [Häßlein 1960] ; ***Candidulo unifasciatae – Pupillion triplicatae*** des pelouses sèches rocailleuses [Häßlein 1960] ; K à ***Chondrula tridens*** et ***Pupilla muscorum*** [Frank 1975])
  - KC ind à ***Lindholmiola lens***, méditerranéenne [Frank 1976b]
  - KC ind à ***Xerocrassa geyeri***, alpine
  - F1.P06 K ind aconques à ***Deroceras reticultatum*** et ***D. klemmi*** ?

F2. Campicènes

Pulmonés

- F2.P01 ***Cepaeea nemoralo – hortensis*** KC des K de prairies et friches ouvertes
  - ***Cepaeo hortensis – Pseudotrichion rubiginosae*** [Häßlein 1966] des friches humides à inondées
  - ***Cepeao nemoralis – Monachion cartusianae*** des friches mésoxéophiles (syn pp ***Monachea cartusiano – cantianae*** Julve 2005)

G. Lucquicènes

Nous rassemblons ici les communautés des landes et des garrigues/matorrals, des boisements ouverts. Plus on descend vers la Méditerranée, plus les frontières entre milieux et donc entre cénoses deviennent poreuses, et il n'est pas toujours facile de trouver de véritables caractes. Au biocène nous associons également les friches (agricène).

Pulmonés

Cette cénose est potentiellement commune à deux biocènes, d'où la graphie FG…

- FG.P01 ***Oxychilo draparnaudi – Retinellion olivetorum*** KC carnivores
  - ***Oxychilo draparnaudi – Morlinion glabrae*** K européennes
  - ***Oxychilo draparnaudi – Retinellion olivetorum*** K méditerranéennes
- FG.P02 DM ind non-herbivore à ***Aegopinella minor***

G1. Duméticènes

Pulmonés

Cette cénose est potentiellement commune à deux biocènes, d'où la graphie G, sans numéro

- G.P01 ***Helicea pomatiae – lucorum*** KC des sous-bois et forêts, à large amplitude et mésophiles
  - ***Fruticicolo frutici – Euomphalion strigellae*** [Häßlein 1960] K des ourlets humides, des haies, des fruticées humides (syn pp à ***Monachoides incarnatus*** [Thiele 1956 ; cf aussi Häßlein 1960, 1966] ; K pp à ***Phenacolimax major*** auct ; K pp à ***Cepaea ssp***. auct ; K à ***Edentiella unidentata*** [Hagen 1952 ; cf aussi Häßlein 1960, 1966])

G2. Maculicènes

Pulmonés

- G.P01 ***Helicea pomatiae – lucorum*** KC des sous-bois et forêts, à large amplitude et mesophiles

Cette cénose est potentiellement commune à deux biocènes, d'où la graphie G, sans numéro

- ***Helicion lucori – Cantareion aperti*** {Sacchi 1952} K méditerranéennes de garrigue à sous-bois
- K ind à ***Papillifera solida*** et ***Pseudotachea splendida*** [Bigot et Bodot 1972] (syn K à ***Pseudotachea splendida*** [Frank 1987 ; Gasull 1975])

G3. Agricènes

Pulmonés

- G3.P01 ***Helicea pomatiae – lucorum*** KC des sous-bois et forêts, à large amplitude et mesophiles

Cette cénose est potentiellement commune à deux biocènes, d'où la graphie G, sans numéro

  - K ind à ***Cornu aspersum*** [Sacchi 1952] KC des zones perturbés, et nitrophilisées (murs, jardins)
- G3.P01 DM ind des zones perturbés, et nitrophilisées (murs, jardins) à ***Trochulus spp.*** et ***Euconulus fulvus***
  - K ind à ***Euconulus fulvus*** européenne
  - ***Microxeromagno armillatae – Xerotrichion conspurcatae*** KM méditerranéenne des zones fraîche ou humides (syn pp. K à ***Xerotricha conspurcata*** [Alonso 1977])
- G3.P02 ***Arionea circumscripti – hortensis*** KM des limaces ubiquistes [Rabeler 1952])
  - K ind à ***Milax spp.*** et ***Tandonia spp.*** méditerranéenne (syn pp K à ***Oxychilus cellarius*** et ***Milax gagates*** Sacchi 1952)

H. Silvicènes

Le silvicène est probablement le biocène le plus structuré, le plus complexe, concernant les cénoses animales, et en particulier les malacocénoses. Plusieurs options étaient possibles : quelle dichotomie était, en quelque sorte, la plus parcimonieuse ? Étant donné le grand nombre de données (déjà acquises, et autant à acquérir), dans un premier temps, je propose une division (je parle des pulmonés bien sûr) sur le grand type de forêt : mésohydrique (feuillue = tempérée modale, climacique) ; humide (de plaine et de montagne) ; rocheuse (ou 'milieux présentant des secteurs rocheux sous couvert arboré') (plutôt de montagne, mais pas seulement ; plutôt de conifères mais pas seulement). La distinction litière/tronc (ou roche) pourrait intervenir dans un second temps ; à ce titre une considération sur la forme de la coquille pourrait être apportée.

Pulmonés

- H.P01 ***Helicodonto obvolutae – Cochlodinea laminatae*** [Thiele 1956] KC des forêts de feuillus (incl K à ***Alinda biplicata*** [Häßlein 1960] ; syn K à ***Helicodonta obvulata***, ***Cochlodina laminata*** ou ***Ariantea arbustorum*** [Häßlein 1960])
  - ***Helicodonto obvolutae – Ariantion arbustorum*** KC des forêts de feuillus de plaine
  - ***Cochlodino laminatae – Enion montanae*** KC des forêts de feuillus de montagne (syn. ***Helicodonto obvoluto – Enion montanae*** [Rabeler 1952] ; syn K à ***Isognomostoma isognomostomos*** auct ; syn K à ***Urticicola umbrosa*** auct)
- H.P02 ***Macrogastrea rolpho – ventricosae*** KC des forêts humides (syn ***Macrogastrea attenuatae – ventricosae*** [Häßlein 1960] ; syn pp. ***Macrogastrion rolpho – ventricosae*** KC des forêts humides de plaine (syn K à ***Macrogastra rolphi*** et ***Lacinaria plicata*** [Thiele 1956] ; syn pp. ***Clausilia pumila – Azeca goodalli*** [Marcus 1972] ; ***Macrogastra ventricosa – Clausilia pumila*** [Körning 1989] ; ***Azeca goodalli – Macrogastra ventricosa*** [Körning 1985])
  - K des forêts marécageuses à ***Perforatella bidentata*** [Häßlein 1960] ou ***Trochulus striolatus*** [Häßlein 1966]
  - ***Macrogastro attenuatae – Clausilion cruciatae*** [Häßlein 1960] KC des forêts humides de montagne
- H.P03 D ind dub des forêts rocheuses à ***Helicigona lapicida*** auct
  - KC ind dub de plaine et colline à ***Azeca goodali*** [Thiele 1956]
  - KC ind de montagne à ***Clausilia dubia*** et ***Cochlodina orthostoma*** [Häßlein 1960] (syn pp dub K à ***Balea perversa*** et ***Cochlodina orthostoma*** [Häßlein 1960] ; syn pp dub à ***Edentiella edentulae*** et ***Clausilia cruciata*** ; syn dub ***Clausilio rugosa – Baleion perversa*** [Körning 1999])
- H.P04 D ind à ***Causa holosericea*** [Häßlein 1960] KC des hautes-montagnes à conifères (acidicline)
- H.P05 ***Disco rotundati – Acanthinulea aculeatae*** KM des forêts des plaines aux montagnes
  - ***Disco rotundati – Acanthinulion aculeatae*** KM de plaines
  - ***Disco rotundati – Vitreion subrimatae*** KM de montagnes (syn K à ***Vertigo alpestris*** et ***Vitrea subrimata*** [Häßlein 1960] ; syn K à ***Vitrea subrimata*** et ***Orcula dolium*** [Frank 1976a] ; K à ***Orcula dolium*** [Häßlein 1960 ; Frank 1997])
  - K ind des forêts rocheuses ou de litière mélangée à ***Pagodulina pagodula***
- H.P06 ***Disco ruderati – Zoogenetidea harpae*** KM des forêts de haute-montagne à conifères (acidicline)
- H.P07 ***Aegopinellea puro – nitendis*** K non-herbivores (syn. dub ***Aegopinello nitidulae – Nesovitreea petronellae*** [Häßlein 1960] des forêts marécageuses)
  - ***Aegopinellion nitidulo – nitendis*** [Häßlein 1960] KC
  - ***Aegopinello purae – Nesovitreion petronellae*** [Thiele 1956] KM
  - K ind dub à ***Aegopis verticillus*** des gorges et éboulis (syn pp K à ***Discus perspectivus*** et ***Aegopis verticillus*** [Häßlein 1960])

- H.P08 ***Lehmannio marginatae – Malacolimacea tenelli*** [Häßlein 1960] K aconque
  - ***Limaco cinereonigri – Malacolimacion tenelli*** des bois et forêts de plaine et colline
  - K à ***Tandonia rustica*** des montagnes
- H.P09 ***Semilimacae semilimacis – kotulae*** K non-herbivore aconque de haute-montagne de conifère

?? (H.P10) DC ind et ina de ravin à ***Ruthenica filograna*** [Häßlein 1960]

?? ([H.P11) DM ind et ina à ***Discus perspectivus*** des gorges et éboulis Häßlein 1960] (syn pp K à ***Discus perspectivus*** et ***Aegopis verticillus*** [Häßlein 1960])

?? (H.P12) D ind et ina et peut-être incluse à ***Edentiella spp.*** (vicariante probable des K à **Trochulus spp.** des autres biocènes), par ex. K à ***Edentiella unidentata*** et ***E. edentula*** [Häßlein *passim*] (également présente pour Körning dans les forêts inondées (*passim*))

Bibliographie

ALONSO M. R. 1977. Ensayo sobre las malacocoenosis terrestres de la Depresion de Granada (Espana). *Malacologia*, 16(2) : 561-577.

BANK R.A., BOUCHET P., FALKNER G., GITTENBERGER E., HAUSDORF B., VON PROSCHWITZ T. & RIPKEN T.E.J. 2001, Supraspecific classification of European non-marine Mollusca (CLECOM Sections I + II). *Heldia*, 4: 77-128.

BOUCHET P., ROCROI J.-P., BIELER R., CARTER J.G., COAN E.V., 2010. Nomenclator of Bivalve Families with a Classification of Bivalve Families. *Malacologia*, 52(2) : 1-184.

BOUCHET P., ROCROI J.-P., HAUSDORF B., KAIM 1., KANO Y., NÜTZEL A., PARKHAEV P., SCHRÖDL M.& STRONG E.E. 2017. Revised Classification, Nomenclator and Typification of Gastropod and Monoplacophoran Families. *Malacologia*, 61(1-2) : 1-526.

BIGOT L. & BODOT P. 1973. Contribution a l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera* II. Composition biocénotique du peuplement des Invertébrés. *Vie et Milieu*, 23 : 229-249.

DELARZE R. &, GONSETH Y., 2008. *Guide des milieux naturels de Suisse*. Bussigny, Rossolis.

DEN-HARTOG C. 1963. The *Aplexa* coenosis *hypnorum* in Zuid-Beveland. *Basteria*, 17(3-4) : 49-63.

DETHIER M. 2007. Les invertébrés des carrières souterraines de craie du nord-est de la Belgique. *Bulletin des Chercheurs de la Wallonie*, 46 : 73-95.

FALKNER G., BANK R. A. & VON PROSCHWITZ T. 2001. Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). *Heldia*, 4 : 1-76.

FLAHAULT C. & SCHRÖTER C. 1910. Nomenclature phytogéographique, Rapports et propositions, *III Congres Int. Bot.*, Bruxelles.

FOECKLER F. 1990. *Charakterisierung und Bewertung von Augewassern des Donaruraums Straubing durch Wassermolluskengesellschaften*. Laufen/Salzach: Bayer.

FOECKLER F., DIEPOLDER U. & DEICHNER O. 1991. Water mollusc communities and bioindication of lower Salzack foodplain. *Regulated Rivers*, 6 : 311-312.

FRANK C. 1975b. Weiter Molluskenassoziationen aus verschiedenen Teilen des Grazer Beckens. *Aluta*, 2 : 197-207.

FRANK C. 1976a. Molluskenassoziationen des Kainach- und Laßnitztales in der Südweststeiermark. *Mitteilungen der Abteilung für Zoologie am Landesmuseum Joanneum in Graz*, 5 :1-24.

FRANK C. 1976b. Molluskenassoziationen des griechischen Festlandes. *Aluta*, 2 : 255-270.

FRANK C. 1986. Ein Beitrag zur Molluskenfauna Ostösterreichs: Die Gastropoden den Falkensteiner Juraklippen. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Österreich*, 124 : 103-114.

FRANK C. 1987 Aquatische und terrestrische Mollusken (Gastropoda et Bivalvia) aus nordost-, ost- und südostspanien sowie von der Insel Mallorca (Balearen), *Linzer biologische Beiträge*, 19(1) : 57-90.

FRANK C. 1997. Über Gastropoden-Gemeinschaften mittelsteirischer Höhlenportale. *Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmuseum*, 10 :191-213.

GASULL L. 1975. Fauna malacológica terrestre del sudeste ibérico. *Boletin De La Sociedad De Historia Natural De Baleares*, 20: 5-155.

GIORDANI SOIKA A. 1949. Studi sulle olocenosi. III. *Bollettino della Società veneziana di storia naturale e del Museo civico di storia naturale*, 4 : 62-103.

HAGEN B. 1952. Die bestimmenden Umweltsbedingungen für die Weichtierwelt eines süddeutschen Flussufer-Kiefern waldes (Mollusca terrestria in *Pineto-ericae*). *Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München*, 2 : 161-276.

HÄSSLEIN L. 1948. Molluskengesellschaften alpiner Rasen im Allgäu. *Bericht der Naturforschenden Gesellschaft* Augsburg, 1 : 100-111.

HÄSSLEIN L. 1960. Weichtierfauna der Landschaften an der Pegnitz. Ein Beitrag zur Okologie und Soziologie niederer Tiere. *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg*, 29(2):1-158.

HÄSSLEIN L. 1966. Die Molluskengesellschaften des Bayerischen Waldes und des anligenden Donautales. *Naturforschenden Gesellschaft Augsburg*, 20: 1-176.

JULVE P. 2005. Catminat. Basemol. Téléchargement :
http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/synusiesmollusquesterrestres.xls

JUNGBLUTH J.H. & DANNAPFEL K.H., 1975. *Die Molluskenfauna des Vogelsberges unter Besonderer Berücksichtigung Biogeographischer Aspekte. Die Wassermollusken des Einzugsgebietes der Nahe*. La Hague, Verlag DR. W. Junk B.V.

JUNGBLUTH J.H. 1978. *Der Tiergeographische Beitrag Zur Ökologischen Landschaft-sforschung. Malakozoologische Beispiele zur Naturräumlichen Gliederung*. La Hague, Verlag DR. W. Junk B.V.

KERNEY M.P., CAMERON R.A.D. & BERTRAND A. 1999. *Guide des escargots et limaces d'Europe*, Paris-Lausanne, Delachaux et Niestlé.

KOFLER A. 1967. Die natürlichen Landschneckencönosen im Großvenedigergebiet Osttirols. *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck*, 55 : 125-138.

KÖRNING G. 1966. Die Molluskengesellschaften des mittel deutschen Hägellandes. ~~*Malak.*~~ *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 2(1) : 1-112.

KÖRNING G. 1985. Die Landgastropodengesellschaften des Unterharzes. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 11(7) : 57-85.

KÖRNING G. 1988. Die Landschneckenfauna Mecklenburgs (Gastropoda). Teil I: Zielstellung, Landschaft und Klima, Vegetation, Verzeichnis der Landschneckenarten mit ihren Fundorten. *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 13(8) : 63-81.

KÖRNING G. 1989. Die Landschneckenfauna Mecklenburgs (Gastropoda, Stylommatophora). Teil II: Malakozönosen, Diskussion der Ergebnisse). *Malakologische Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde Dresden*, 14(15) : 125-154.

LISICKY M.J. 1991. *Mollusca Slovenska*. Bratislava, VEDA.

LOZEK V. 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ustredniho ustuvu geologicke*, 31 : 1–374.

MARCUS B. 1972. Die terrestrischen Gastropoden eines Bruchwaldes in der montanen Region des Naturparks Hoher Vogelsberg. Staatsexamensarbeit Giessen.

MÖRZER BRUYNS M.F. 1947 [1950]. *On biotic communities*. Montpellier, Station Internationale Géobotanique Méditerranéenne et Alpine.

MOUTHON J. 1981. Typologie des mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socioécologiques. *Annales de Limnologie*, 17(2) : 143–162.

MOUTHON J. 1989. Analyse de la distribution des malacocénoses de 23 lacs français, *Annales de Limnologie*, 25(3) : 205-213.

MOUTHON J. 1999. Longitudinal organisation of the mollusc species in a theoretical French river. *Hydrobiologia*, 390 : 117–128.

PASSARGE H. 1966. Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. *Feddes Repertorium*, 73(3) : 226-235.

PASSARGE H. 1981. Gedanken zur Biozönoseforschung. *Tuexenia*, 1 : 243-247.

PASSARGE H. 1982. Phyto- und Zoozönosen am Beispiel mausartiger Kleinsäuger. *Tuexenia*, 2 : 257-286.

PASSARGE H. 1984. Vegetationsabhängige Ornicoenosen märkischer Kiefernkulturen. *Tuexenia*, 4 : 279-292.

PASSARGE H. 1986. Phyto- und Avicoenosen in Eichenwäldern bei Genthin/Elbhavelland. *Tuexenia*, 6 : 335-354.

PERES J.-M. & PICARD, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Maritime d'Endoume,* 47(31) : 1-137.

PUISSEGUR J.-J. 1976. Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques ; rapports avec d'autres faunes boréales de France. Dijon Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon, 3.

RABELER W. 1952. Die Tiergesellschaften von Laubwäldern (*Querco-Fagetea*) im oberen und mittleren Wesergebiet. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 9 : 200-229.

SACCHI C.F. 1952b. Raggruppamenti di Molluschi terrestri sul litorale italiano. Considerazioni e ricerche introduttive. *Bollettino della Società veneziana di storia naturale e del Museo civico di storia naturale*, 6 : 99-158.

THIELE H. U. 1956. Die Tiergesellschaften der Bodenstreu in den verschiedenen waldtypen des Niederbergischen Landes. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 39(3) : 316-367.

VERNEAUX J. 1980. Fondements biologiques et écologiques de la qualité des eaux continentales. Principales méthodes biologiques, in P. Pesson *et al.* (éd.). *La pollution des eaux continentales.* Paris, Bordas : 289-345.

VINCENT B. 2018, IN VINCENT B., VRIGNAUD S. & CAULIEZ N. 2018. Suivi d'espèces à une échelle régionale : le cas de *Vertigo moulinsiana* (Dupuy, 1849) et *Vertigo angustior* Jeffreys, 1830 sur le territoire de l'ex-région Champagne-Ardenne. Colloque international malacologique, Nantes 2018.

VINCENT B. 2022. *Cap au seuil. Journal d'écologie critique.* <http://www.amboilati.org/dehors/cap-au-seuil%3

VINCENT B. 2022. Éléments pour la description des communautés animales. Application aux malacocénoses. *Folia conchyologica*, 64 : 1-39.

VINCENT B. 2021. What have become of our cenosis ? For a renewed cenology. *Plant Sociology*, 58(2) : 29-40.

WELTER-SCHULTES F. W. 2012. *European non-marine molluscs, a guide for species identification*. Göttingen, Planet Poster Editions.

Gorges du Cians, Alpes-Maritimes, et *Macularia niciensis* (A. Férussac, 1821), septembre 2011. © Alain Bertrand.

Folia conchyliologica N° 64 –février 2022
Mis en ligne le 13 février 2022
La Rédaction n'est pas responsable des documents ou articles qui lui sont adressés.
Chaque contribution reste sous la responsabilité de son-ses auteur e. s.
Reproduction des documents ou des photos soumise à accord préalable.